

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Karolína Pánková

Vliv požáru na vegetaci vřesovišť na dopadových plochách v CHKO Brdy

The effect of fire disturbance on heathland vegetation in Protected Landscape Area
Brdy

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Martin Adámek, Ph. D.

Praha, 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla veškerou použitou literaturu a informační zdroje. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

Poděkování

První velké díky patří Sádovi, který mě přivedl k požárům a během posledních let mi byl trpělivým rádcem po odborné i neodborné stránce. Další velké díky pracovníkům CHKO Brdy, že jeden požár založili a chtěli nás u toho. Za odbornou pomoc s determinací mechů děkuji Zdeňkovi Soldánovi a s analýzou Zdeňkovi Janovskému. A mnoho díky také všem, kteří mi byli kdykoli a kdekoli v průběhu práce nápomocni, třeba ať už mi do kopců přinesli rybízové koláče (díky Kád'ó), vodu (díky Lucko), nebo pracovní sílu (díky Zuzko, Honzo, Sáro), zásobovali mě kávou (díky Pájo), neúnavně odpovídali na mé otázky (díky Báro) a především že viděli ve věcech smysl a tolerovali moje rozmary, když můj zápal někdy pohasínal (díky Máro).

Abstrakt v českém jazyce

Vřesoviště představují významný prvek evropské krajiny. Jedná se o sekundární vegetaci lesních stanovišť, která ve většině případů vznikla v reakci na dlouhodobé využívání těchto biotopů člověkem. V našich podmínkách se vřesoviště vyskytují poměrně vzácně a obvykle na ploškách malého rozsahu. Na dopadových plochách bývalého Vojenského prostoru Brdy a dnešní CHKO, se vlivem odlesnění s následným dlouholetým působením požárů a mechanického narušování půdy během vojenských cvičení vyvinula vřesoviště unikátního rozsahu. Po ukončení vojenského výcviku však bez zavedení vhodných managementových postupů hrozí postupný zánik těchto stanovišť, vlivem zarůstání náletovými dřevinami, hromaděním opadu bránícímu generativní obnově vřesu a odumíráním přestárých keříků vřesu. Tato práce se zabývá vlivem požáru na vegetaci těchto stanovišť s důrazem na vitalitu a konkurenceschopnost jejich dominanty, vřesu obecného. Terénní část obnášela sledování druhového složení vegetace včetně mechorostů a lišejníků, zvláště na úrovni dlouhodobého vývoje v řádu desetiletí (do 80 let) a na úrovni sledování trvalých ploch na recentních spáleništích. Komplementární laboratorní část této práce je zaměřena na schopnost klíčení semen vřesu na různých typech substrátů a v reakci na přítomnost přímých produktů hoření. Součástí je také porovnání této schopnosti mezi semeny vřesu z Brd a norské Lygry. Z výsledků vyplývá, že požár představuje důležitou součást tohoto biotopu, a že bez přítomnosti ekosystémových disturbancí dochází k postupné degradaci a ústupu vřesovištní vegetace. Experimentální část prokázala významnou stimulaci semen z dopadových ploch studeným kouřem a jejich vysokou odolnost vůči zvýšeným teplotám požáru. Na základě těchto výsledků je diskutována možnost řízeného vypalování vřesovišť v CHKO Brdy.

Abstrakt v anglickém jazyce

Heathlands are a unique semi-natural element of European landscape, which historically evolved under continuous man land-use pressure. In conditions of our country, this biotope is relatively rare in occurrence and small in area. In the former military training zone Brdy, Protected landscape area nowadays, there are heathlands of great extent developed due to deforestation and history of fires and mechanical disturbances of the soil surface and vegetation, which used to accompany military trainings. After the termination of military use of the locality, there is a risk of gradual degradation of the biotope caused by tree encroachment, litter accumulation which inhibits generative regeneration of the heath, and degeneration of the heath itself. This thesis aims to entangle influence of the fire on the heathland vegetation in the area with special attention given to vitality and structure of heath stands. The fieldwork was focused on the dynamics and species composition of the vegetation, including bryophytes and lichens, separately on the long-term scale (up to 80 years) and the short-term scale (permanent plots in the recently burnt vegetation). Experimental part of the thesis tested germination of the seeds from Brdy area under the conditions of fire and with presence of different substrates. Results of the thesis indicate that fire is an important part of this heathland biotope and that without any ecosystem disturbance, the heathland community tends to degrade and disappear. The experiment showed significant smoke-stimulation of the seed germination and also a great tolerance to high temperatures. The possibility of prescribed burning as the management tool in the area is further discussed.

Obsah

1	Úvod.....	- 9 -
1.1	Teoretická část.....	- 9 -
1.1.1	Požárová ekologie	- 9 -
1.1.2	Vřesoviště: charakteristika a historie biotopu	- 12 -
1.1.3	Brdská vřesoviště.....	- 14 -
1.1.4	Vřes: představení a jeho požárová ekologie	- 16 -
1.2	Cíle práce.....	- 20 -
2	Metodika.....	- 21 -
2.1	Terénní část	- 21 -
2.1.1	Lokalita.....	- 21 -
2.1.2	Sběr dat.....	- 23 -
2.1.3	Laboratorní analýzy.....	- 24 -
2.1.4	Analýza dat.....	- 24 -
2.2	Laboratorní část.....	- 28 -
2.2.1	Sběr materiálu.....	- 28 -
2.2.2	Pilotní pokus.....	- 29 -
2.2.3	Pokus 1	- 31 -
2.2.4	Pokus 2	- 32 -
2.2.5	Tabulky počtu semen na treatmenty v pokusech.....	- 34 -
2.2.6	Analýza dat.....	- 34 -
3	Výsledky.....	- 37 -
3.1	Výsledky terénní části	- 37 -
3.1.1	Dlouhodobý vývoj vřesoviště.....	- 37 -
3.1.2	Analýza trvalých ploch na recentních spáleništích.....	- 43 -
3.1.3	Analýza půdních komponent.....	- 45 -
3.2	Výsledky laboratorní části.....	- 47 -
3.2.1	Pilotní pokus.....	- 47 -
3.2.2	Pokus 1	- 48 -
3.2.3	Pokus 2	- 50 -
3.2.4	Souhrnný efekt testovaných treatmentů	- 51 -
3.2.5	Porovnání odpovědi semen z dopadových ploch v CHKO Brdy a z ostrova Lygra (Norsko).....	- 55 -
4	Diskuse	- 56 -

5	Závěr	- 64 -
6	Přílohy	- 65 -
6.1	Tabulka fidelity (fide) a procentuální frekvence (perc) druhů v rámci kategorií stáří vřesoviště.....	- 65 -
7	Citovaná literatura.....	- 68 -

1 Úvod

1.1 Teoretická část

1.1.1 Požárová ekologie

Rostlinná společenstva jsou dynamické systémy, na jejichž vývoji, struktuře a druhovém složení se významně podílejí ekosystémové disturbance. Tyto disturbance vyvádějí systém z dynamického rovnovážného stavu v rámci panujících podmínek prostředí (klimatické, půdní a topografické) a přechodně nastolují podmínky pozměněné, které vytvářejí prostor pro alternativní scénář vývoje daných společenstev. Následkem toho lze v určitých klimatických podmínkách nalézt mozaiku často jasně oddělených, kontrastních typů vegetace (Dantas et al., 2016). Dle činitele narušení dělíme disturbance na abiotické (větrné polomy, povodně, požáry) a biotické (herbivorie, působení člověka, patogenní nákazy) (Sousa, 1984).

Požár v roli ekosystémové disturbance od nepaměti formuje krajinný ráz naší planety. Doklady jeho přítomnosti ve fosilním záznamu pocházejí z období siluru (420 mil. let nazpět), kde provázejí první suchozemské rostliny, které svými na uhlík bohatými strukturami vytvářejí první hořlavý materiál. Oheň je důležitou disturbancí uplatňující se v globálním měřítku, která významně ovlivňuje biochemické cykly, složení atmosférických plynů, dostupnost habitatů a na regionální úrovni klima i rozložení vegetace (Thonicke et al., 2001; Bond et al., 2005).

Podmíněnost jeho existence i šíření dostupností organického materiálu staví požár do unikátní pozice mezi abiotickými disturbancemi. Bond & Keeley (2005) nacházejí v jeho charakteru analogie s herbivorií, jelikož pohlcením organického materiálu ohněm dochází k jeho přetvoření na nové organické i minerální produkty dále figurující v přírodním koloběhu. Oproti herbivorii je však oheň generalistický činitel živící se jak na živém, tak mrtvém materiálu, a často snadno pohlcuje druhy pro herbivory nechutné či nepoživatelné. Omezením požáru je pouze hořlavost dostupného materiálu.

Přímým efektem požárové disturbance je odstranění biomasy i rostlinného opadu, změna poměrů biogenních prvků v půdě (zejména poměru dusíku a fosforu) a zvýšení

hodnoty pH (Bond & Keeley, 2005; Certini, 2005). Dalším důsledkem požáru pro rostlinné druhy je zvýšená dostupnost slunečního záření a odhalení minerálního povrchu. Následně může docházet k pozměnění druhového složení i struktury společenstev. V závislosti na intenzitě disturbance a patrové struktuře zasaženého porostu může docházet také k dočasnému vytvoření prostoru pro vývoj kompetičně méně zdatných druhů, za standardních podmínek vyloučených druhy dominantními (Bond & Wilgen, 2012).

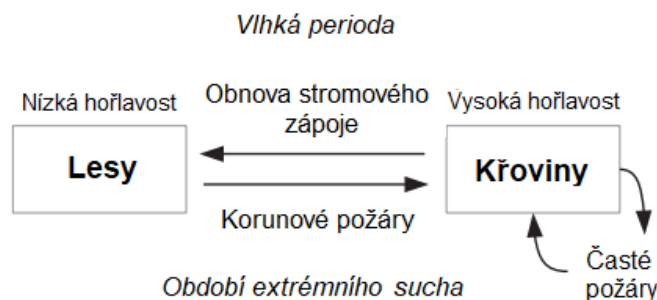
Celkový dopad popisuje tzv. severita požáru, která je definovaná jako dopad disturbance na ekosystém z hlediska mortality vegetace a úbytku organického materiálu. Závisí na intenzitě požáru, rychlosti postupu hranice požáru, jeho celkové rozloze a typu (podle postiženého rostlinného patra se klasifikuje typ podzemní, pozemní a korunový) (Bowman et al., 2009; Keeley, 2009).

Pro dlouhodobý vývoj a charakter vegetace je ovšem klíčový požárový režim ekosystému. Lze ho charakterizovat průměrnou ročně shořelou plochou, maximální intenzitou a rozlohou jednotlivých požárů, typem požárů, sezonalitou jejich výskytu a časovým intervalem návratu disturbance (Bowman et al., 2009; Archibald et al., 2013). Tomuto režimu jsou druhy v daném společenstvu do značné míry přizpůsobeny, což se projevuje řadou adaptací v podobě anatomických a morfologických struktur nebo odpovídajících přežívacích a rozmnožovacích strategií. Modifikace tohoto režimu, způsobená změnou klimatu a environmentálních faktorů nebo činností člověka, může vést ke změnám druhového složení, změnám zastoupení jednotlivých druhů společenstva, nebo dokonce ke konverzi ve společenstvo jiného vegetačního typu (Keeley et al., 2011).

Rozdílné požárové režimy totiž udržují v krajině kontrastní, alternativní vegetaci, která je reakcí rostlinných společenstev na dlouhodobou přítomnost nebo nepřítomnost a charakter požárů, udržované zpětně charakterem vegetace (Odion et al., 2010; Dantas et al., 2016). Pausas (2015) tento fenomén popisuje pomocí příkladu savan a lesů nacházejících se ve stejných klimatických podmínkách. Savany jsou otevřený biotop, kde se oheň může rychle šířit a kterému dominují vysoce hořlavé trávy, jež po požáru snadno regenerují („pyrofilní systém“). Zapojená koruna lesa limituje rozvoj hořlavé pozemní vegetace, navíc se v lese udržuje pro hoření nepříznivé mikroklima

(„pyrofobní systém“). Náhlé sucho může ale zapříčinit zahoření i v lese, otevření prostoru, rozvoj travinné vegetace a vytvoření podmínek dále podporující požáry, načež dojde ke změně požárového režimu. Naopak, delší časový interval bez disturbance či lokálně příznivé podmínky mohou vést k invazi dřevin na savanu a současně k rozvoji podmínek požáry tlumící.

Na stejném principu popisuje fungování alternativních vegetačních stadií v mírném páse, na příkladu pyrofobního lesa s dominancí *Nothofagus pumilo* (druhu bez obranných mechanismů proti požárům a bez schopnosti regenerace pomocí výmladků) a blízké pyrofilní keříčkovité vegetace (po požárech zmlazující, hořlavé a vytvářející mikroklima příznivé pro zažehnutí požárů) (obr. č. 1) (Pausas, 2015; Paritsis et al., 2015).



Obr. 1: Faktory určující přechod mezi dvěma alternativními vegetačními stadii (pyrofobní les a pyrofilní křoviny) v temperátní krajině. Převzato z Pausas, 2015.

Od požárového režimu se také odvíjejí vlastnosti rostlin, kterými jsou vybaveny pro přežití extrémních podmínek ohně (Rowe, 1983; Keeley et al., 2011). Adaptace, vyplývající z dlouhodobé koexistence s disturbancemi odpovídajícího požárového režimu, je možné rozdělit do dvou základních kategorií. V případě, že je ekosystém často vystavován požárové disturbance o vysokých intenzitách, nadzemní části adaptovaných rostlin jsou zpravidla dobře hořlavé, vybavené minimem protektivních struktur a během požáru podléhají destrukci. Jsou však schopné rychlé generativní regenerace (skrze semennou banku v půdě nebo pomocí specializovaných orgánů, jakými jsou např. serotinní šištice amerických konifer), stimulované zvýšenou teplotou nebo produkty hoření (popel, kouř), nebo vegetativní obnovy ze zásobních orgánů (strategie resilience). Druhy vystavované méně častým požárům o nižších intenzitách

jsou oproti tomu v případě destrukce schopné jen pomalé regenerace, ale různorodé protektivní struktury (ztlustlá, různě strukturovaná kůra) jim umožňují přežít ničivé podmínky požáru s minimálním poškozením (strategie resistance) (Rogers et al., 2015).

1.1.2 Vřesoviště: charakteristika a historie biotopu

Vřesoviště jsou otevřený keříčkový biotop rozkládající se na kyselých, živinově chudých půdách mělkého až hlubšího charakteru. V rámci Evropy je těžištěm jejich výskytu západní Evropa s klimatem oceanickým a sub-oceanickým, avšak ostrůvkovitý výskyt vřesovišť v rámci lesní vegetace lze pozorovat i v kontinentálních podmínkách napříč střední Evropou (centrální a východní Německo, střední Čechy, severní a severozápadní okraj Panonské pánve) (Gimingham 1960; Sedláková & Chytrý, 1999). Vegetaci dominují keříkovité druhy čeledi *Ericaceae*, jež jsou schopné tolerovat kyselé půdy s nízkým obsahem živin a fungovat za režimu opakovaných, většinou člověkem indukovaných disturbancí.

Ve většině případů jsou vřesoviště vegetací sekundárního bezlesí na místech acidofilních a borových doubrav, acidofilních bučin, smrčín a reliktních borů (Chytrý et al., 2007). Existence tohoto biotopu je podmíněna dlouhodobou přítomností disturbancí (přírozené i člověkem zakládané požáry, pastva velkými herbivory, kácení porostu a další), které zamezují šíření náletových dřevin, zapojování stromového patra a opětovnému rozvoji lesního společenstva (Gimingham, 1960; Vandvik et al., 2005; Ascoli *et al.*, 2013). Dalším faktorem podporujícím existenci vřesovišť je nízká trofie substrátu, zejména obsah dusíku a fosforu: na více úživných lokalitách se po odlesnění vytváří travinná vegetace (Heil & Diemont, 1983). Kyselost půdy je podporována látkami uvolňujícími se z opadu z keříků (Clément & Touffet, 1990). V temperátním klimatu se vřesoviště příirozeně vyskytují na výchozech minerálně chudých hornin a skalních hranách, kde půdní podmínky znemožňují rozvoj lesa nebo nárůst živinově náročnějších kompetitorů (trávy a byliny) (Chytrý et al., 2007).

Disturbance vřesovišť zajišťují zmlazení vegetačního pokryvu a tím podporu vitality a konkurenceschopnosti dominantní čeledi *Ericaceae*, jež je ve společenstvech vřesovišť zastoupena především druhy *Calluna vulgaris* (vřes obecný), *Erica cinerea* (vřesovec

popelavý), *E. tetralix* (vřesovec čtyřřadý) či *E. vagans* (vřesovec těkavý) a brusnic (Farrell, 1989). Směrem ze západu na východ ubývá druhů typických pro oceanická společenstva a v podmínkách našich vřesovišť se zpravidla nachází *Calluna*, provázený druhy *Vaccinium myrtillus* (brusnice borůvka) a *V. vitis-idaea* (brusinka). Oligotrofní biotop se této čeledi daří úspěšně osidlovat zejména díky mykorhizní symbióze, která jí umožňuje efektivnější využití omezeného množství živin v substrátu (Read, 1983; Van der Wal et al., 2009). Společenstva vřesovišť patří obecně k druhově chudším a mívají silně vyvinuté mechové patro (*Polytrichum commune*, *Pohlia nutans*), ve kterém je také významný podíl lišejníků (*Cladonia* spp., *Cetratia islandica* atd.).

Vznik tradičních vřesovišť se odehrál v západní Evropě zhruba před 4000 lety následkem odlesnění a pozdějšího hospodářského využívání ploch. Světlo milné vřesovištní druhy byly pravděpodobně přítomné v podrostu původních lesů, protože nízká úživnost místních půd zřejmě nevedla k příliš hustému zápoji (Webb, 1998; Prøsch-Danielsen & Simonsen, 2000). Následně byla vřesoviště využívána pro pastvu ovcí a dalšího dobytka, jehož chování a stravovací preference utvářely strukturu a typickou mozaikovitost vegetace. Struktura vřesovišť byla ovlivňována strháváním drnů a periodickým vypalováním, jejichž cílem byla podpora zmlazování keříků (mladé výhonky nutričně bohatší a stravitelnější pro zvířata), a také uvolnění živin z keříků a pomalu se rozkládajícího rostlinného opadu. Tím se na úrovni vřesoviště vytvářela heterogenní mozaika různě starých porostů. Živiny z vřesovišť byly často ve formě popela nebo exkrementů dobytka transportovány na ornou půdu, čímž se orná půda stávala úživnější a vřesoviště byla ochuzována. V neposlední řadě se na vřesovištích sklízela rašelina, využívaná jako podestýlka zvířatům, a kosil vřes, sloužící jako zimní pícnina, případně jako krycí střešní materiál (Webb, 1998).

Tradiční využívání vřesovišť vedlo k udržování nízkého živinového statusu ekosystému, podporujícího blokování sukcese společenstva směrem k lesním ekosystémům. Současně podporovalo diverzitu biotopu, jelikož narušování porostů vedlo k vytvoření habitatů pro konkurenčně slabší druhy (Webb, 1998; Sedláková & Chytrý, 1999).

Historicky jsou vřesoviště jedním z nejdůležitějších a nejrozšířenějších typů kulturní krajiny, zejména v oceanickém regionu. V dnešní době však tyto ekosystémy degradují

a ustupují. Vzhledem k původu a oligotrofii vřesovišť je největším problémem jejich neobhospodařování, obohacování živinami atmosférickými depozicemi nebo splachy z okolí nebo expanze jiných konkurenčně silných druhů z okolních rostlinných společenstev. Samotné společenstvo vřesoviště pak bez přítomnosti disturbancí může přirozeně směřovat k degradaci: keřiky vřesu se kolem 25. roku dostávají do senilní fáze životního cyklu (Barclay-Estrup & Gimingham, 1969) a ztrácejí schopnost vegetativní obnovy (Mohamed & Gimingham, 1970), generativní rozmnožování je také omezeno vrstvou nahromaděného opadu a produkty jeho rozkladu (humínové látky aj.) (Hille & Ouden, 2005). Přestárlá populace vřesu většinou odumírá, dochází k ústupu této dominanty, snižování diverzity, degradaci habitatu a konverzi v travinná společenstva (Hobbs et al., 1984; Mitchell et al., 2008; Borghesio, 2009). V případě, že na lokalitě přetrvávají uschlé větve odumřelých jedinců, zvyšuje se navíc riziko nekoordinovatelných požárů (Forgeard, 1990; Log et al. 2017).

Těžiště ochranných opatření vřesovišť v zahraničí spočívá v napodobování podmínek tradičního využívání biotopu: aplikována je nejčastěji obnova pastvy, strhávání drnu, vyřezávání nebo kosení porostu a řízené vypalování. Typickou praxí je zejména cyklické vypalování maloplošných území v intervalu 10-15 let (Gimingham, 1960) Ideálním řešením je zpravidla kombinace managementových zásahů (Prøsch-Danielsen et Simonsen, 2000; Vandvik et al., 2005).

1.1.3 Brdská vřesoviště

V našich podmínkách se vřesoviště vyskytují poměrně vzácně a na plochách menšího rozsahu (na pasekách, světlinách či okrajích lesů v písčivých oblastech). V areálu bývalého vojenského újezdu Brdy, dnešní Chráněné krajinné oblasti, se však na místě cvičných dopadových ploch Brda, Jordán a Tok vyvinula vřesovištní vegetace unikátního rozsahu.

Tato vřesoviště představují poměrně recentní antropogenní biotop: původní lesní porost byl za účelem vzniku těchto ploch během 30. let 20. století vykácen, pro každou z ploch téměř 500 ha. Od té doby zde bylo bezlesí udržováno opakovanou iniciací

požárů a mechanickým narušováním půdy následkem výbuchů munice při vojenských cvičení.

Heterogenní charakter disturbancí provázejících vojenskou činnost je příčinou existence široké palety sukcesních stadií, které vytvářejí habitaty pro druhy s různorodými ekologickými nároky a s různou schopností odolávat narušením. Warren et al. (2007) tímto vysvětluje neobvykle vysokou diverzitu druhů nacházenou ve vojenských prostorech. Dalším významným faktorem je, že vojenské oblasti často nebyly zasaženy intenzifikací zemědělství a související eutrofizací půd. Pojezdy vojenské techniky a požáry provázené výbuchy munice lze navíc nahlížet jako určitou analogii mechanického narušování a řízeného vypalování kulturních vřesovišť.

Vojenské využití vřesovišť je častou praxí v Německu (Heitkamp et al., 2008) nebo v Holandsku (Van der Zee, 2004). Tam se však jedná o využívání původní kulturní krajiny, oproti čemuž historie brdských vřesovišť sahá pouze do minulého století. Přes specifický původ se však tato relativně mladá vřesoviště strukturou i druhovým složením velmi podobají tradiční kulturní krajině.

Ekologický význam této lokality celkově spočívá zejména v její mozaikovitosti ve smyslu přítomnosti řady sukcesních stadií i odlišných biotopů, které nezahrnují pouze vřesoviště v užším slova smyslu, ale také rašeliniště a drobné vodní plochy v depresích, vzniklých mechanickým rozrušením půdního povrchu. Široká škála mikrobiotopů, zejména deprese reliéfu s periodickými tůnkami, jsou velmi významným biotopem pro rostliny i živočichy (Fischer & Sedláček, 2007).

Při porovnání leteckých snímků z roku 1953 (dostupné na webu kontaminace.cenia.cz) a současnosti se dá pozorovat, že rozloha bezlesí brdských dopadových ploch se již během činnosti armády postupně snižovala. Jejich celková plocha totiž nebyla vojenskou činností disturbována homogenně: nejintenzivnější efekt výbuchů munice a iniciace požárů je pozorovatelný v blízkosti terčů, které byly cílem cvičných střel, méně časté požáry rozsáhlejšího charakteru a vyžadující hašení byly zpravidla zastavovány na hranici bezpečnostních požárních pásů, porost na okrajích ploch byl pravděpodobně narušován pouze výjimečně. Proto i šíření dřevin do prostoru bezlesí probíhalo v celkovém prostoru nerovnoměrně. Z původně vykácené plochy v současnosti bezlesí pokrývá zhruba třetinu.

V roce 2012 armáda na dvou plochách (Jordán, Tok) svoji činnost ukončila a je zřejmé, že bez vhodně zvoleného managementu bude docházet k postupnému zániku jedinečného krajinného prvku, jakým brdská rozlehlá vřesoviště jsou. Je viditelné, že místy již probíhají literaturou popisované sukcesní procesy, tedy stárnutí populací vřesu, místy odumírání, rozvolňování zápoje vřesové koruny a invaze dalších rostlin, zejména různých druhů trav (Barclay-Estrup & Gimingham, 1969).

Ochranářský management těchto lokalit si obecně klade za cíl zachování stávajícího bezlesí (omezení ecese dřevin), zachování nízkého obsahu živin v půdě (zejména přístupných forem dusíku), udržení vitálních populací vřesu obecného, udržení mozaiky různých sukcesních stádií vřesoviště a zachování různorodosti vegetační mozaiky (a s ním související zachování heterogenních podmínek pro specializované druhy).

Vzhledem k historii brdských vřesovišť, členitosti reliéfu a potenciálnímu riziku vyplývajícího ze zatíženosti lokality municí je za vhodný management považováno řízené vypalování (Mause et al., 2010; Sedláček et al., 2015; Goldammer 2016). Pro nejefektivnější regeneraci vřesovišť se doporučují rychlé intenzivní požáry maloplošného rozsahu, při kterých nedochází k vysokému prohřátí půdy – ideálními podmínkami pro řízené vypalování se tak jeví zimní měsíce (únor až polovina dubna), vyznačující se chladnými nocemi, ale slunečným počasím (Whittaker & Gimingham, 1962; Mause et al., 2010). Toto období je navíc považováno za vhodné z hlediska snížení rizika ohrožení populací vřesoviště obývajících živočichů (Sedláček et al., 2015).

V roce 2016 se v rámci hasičského cvičení HZS Plzeňského kraje uskutečnilo experimentální vypalování přibližně 1 ha dopadové plochy Jordán.

1.1.4 Vřes: představení a jeho požárová ekologie

Calluna vulgaris, vřes obecný, klíčový druh vřesovištních společenstev střední Evropy, je kalcifugní rostlina rostoucí v prostředí od nížin do hor na oligotrofních substrátech, jejichž pH se pohybuje optimálně mezi 3,2-7. Ekologické optimum vřesu je v oceanických a sub-oceanických podmínkách západního regionu, druh ovšem toleruje široký rozsah teplot i délky vegetační sezony (Gimingham, 1960; Maren *et al.*, 2010).

Jedná se o stálezelený keř s drobnými lístky, u něhož s přibývajícím stářím dochází k dřevnatění a poléhavé tendenci bazální části větví. Plodem je tobolka, která obsahuje velké množství velmi malých semen (průměrně 0,7x0,3 mm). Ta vytváření v půdě vytrvalou semennou banku, uloženou převážně do 50 mm hloubky ve vrstvě hrubého humusu zvané mor (typický nízkou biologickou aktivitou, kyselým pH a pomalými mineralizačními procesy) nebo vrchní pasáži minerální vrstvy (Schimmel & Granström, 1996; Maren & Vandvik, 2009).

Kombinace porostů různého stáří této dominanty utváří typickou mozaikovitost vřesovišť. Gimingham (1960) definoval na základě věku rostlin a jejich morfologie 4 vývojové fáze vřesu, kterými prochází, pokud jeho vývoj není narušen disturbancí: pionýrská – obvykle prvních 6-10 let, řídký porost do 30 cm, rozptýlené kvetení; budující – mezi 7-15 lety, dosažení maximální pokrývnosti a hustoty porostu, obvykle 30-60 cm vysokého, intenzivní kvetení; dospělá – mezi 14-25 let, dochází k rozvolňování porostu, kvetení hojně; degenerativní – průměrně začíná kolem stáří 20 let, dochází k odumírání centrálních větví a poléhání větví periferních (obr. č. 2).



Obr. č. 2: Ilustrace 4 vývojových fází vřesu (převzato z Watt, 1955).

Při zasažení požárem vřes dobře hoří a postižené části jsou usmrceny (Davies et al., 2010). Obnova vřesu po požáru má dva následující scénáře: vegetativní regenerace z bazálních pupenů, které zůstaly uchráněny před destruktivními teplotami požáru, nebo využití odhaleného prostoru, zlepšených světelných podmínek a snížené kompetice ke generativní obnově skrze klíčení semenné banky. Převažující způsob obnovy závisí na stáří keřů a intenzitě disturbance (Hobbs & Gimingham, 1984; Vandvik et al., 2005; Velle et al., 2012). Se zvyšujícím se věkem rostliny (nad 15 let) dochází k potlačování schopnosti vegetativní obnovy silící vrstvou sekundárních dřevních struktur obrůstající obnovovací orgány (Mohamed & Gimingham, 1970), pro obnovu porostu generativní cestou je potřeba disturbance o intenzitě zajišťující vytvoření otevřeného prostoru,

ideálně společně s odhalením minerálního povrchu (Watt, 1955; Sedláková & Chytrý, 1999).

Odpověď semen vřesu na přímé produkty požáru, tzn. ovlivnění klíčení kouřem, teplem nebo chemismem prohořelého materiálu je v literatuře často diskutována.

Stimulace klíčení vřesu kouřem je pozorována v mnoha případech (Thomas & Davies, 2002; Maren et al., 2010; Bargmann et al., 2014; Mojzes et al., 2015). Stimulujícím činitelem jsou v tomto případě částice kouře zvané karrikinolidy, které vznikají při hoření celulozy a jejichž pozitivní efekt na klíčení je dokumentován u řady dalších druhů vřesovišť i jiných biotopů (Dixon et al., 1995; Pérez-Fernández & Rodríguez-Echeverría, 2003; Flematti et al. 2004; Nelson et al., 2009; Mojzes et al. 2015).

Prohořelý substrát může být také významným regulátorem klíčení semen. Kvůli jeho komplexní struktuře a charakteru však nelze predikovat jeho vliv jednoznačně. Popel může mít na klíčivost semen negativní efekt, pravděpodobně kvůli zvyšování půdní reakce (Thomas & Wein, 1990) a nízkému volnému potenciálu, který může mít za následek omezení dostupnosti vody pro vyvíjející se embryo (Neéman et al., 1993). Na druhou stranu mají však uhliky schopnost absorbovat alelopatika v systému a zvýšení pH v půdě může způsobit zvýšení dostupnosti živin, což může vést i k pozitivnímu ovlivnění klíčení semen (Zackrisson et al., 1996). Také je možné, že částice popela zachytávají celou řadu molekul, které mohou dále klíčení semen ovlivňovat, včetně molekul, které jsou součástí kouře (Ghebrehiwot et al., 2011; Bargmann et al., 2014).

Vystavení semen vysokým teplotám požáru vedlo v případě některých studií k potlačení jejich klíčivosti v při použití teplot odpovídajících teplotám na povrchu půdy i pod ní, zřejmě kvůli snížení jejich životaschopnosti (Schimmel & Granström, 1996; Tishkov, 2004). Výsledky dalších studií však naopak dokumentují stimulaci klíčení semen, nebo alespoň jejich významnou odolnost vůči zvýšeným teplotám (Whittaker & Gimingham, 1962).

Schopnost odpovědi semen na požár se zvyšuje se stářím společenstva vřesoviště (Bargmann et al., 2014), ovšem vysoce pokročilá sukcesní stadia regenerují v důsledku akumulace opadu a přítomnosti konkurenčně silnějších druhů pomalejším tempem (Velle et al., 2012).

Významným faktorem ovlivňujícím generativní obnovu vřesu je také lokální historie režimu disturbancí společenstva. Vandvik et al. (2014) ukázali, že k pozitivní stimulaci klíčení semen vřesu kouřem dochází u populací tradičně obhospodařovaných vřesovišť, které byly v minulosti vystavovány opakovanému vypalování, avšak u populací s historií pouze ojedinělých požárů ke stimulaci kouřem nedochází.

Pro klíčení semen vřesu se zdá mít požárová disturbance zásadní přínos také coby mechanický faktor – z drobného semena vřesu vyrůstá hypokotyl o délce přibližně 10 mm (Maren et al., 2010), která nemusí být dostačující k vynesení klíčku na povrch z místa uložení semenné banky (50 mm) a k úspěšnému pokračování vývoje semenáčku. Požár o intenzitě, která povede k pohlcení rostlinného opadu, neohrozí životaschopnost semen a umožní klíčkům cestu k povrchu, pak podporuje generativní obnovu populace.

1.2 Cíle práce

Díky spolupráci se správou CHKO Brdy, v jejímž zájmu bylo zvážit řízené vypalování jako možnou metodu péče o jedinečná vřesoviště na bývalých dopadových plochách, se nám naskytla unikátní možnost studovat fenomén požárové ekologie na lokalitě vřesovišť v naší krajině i středoevropském kontextu výjimečného rozsahu. Bylo nám současně umožněno zúčastnit se experimentálního vypálení části dopadové plochy Jordán, které bylo coby součást hasičského cvičení prvním oficiálním řízeným vypalováním v ČR.

Cílem diplomové práce, která na tomto základě vznikla, bylo odhalit vliv požárové disturbance na druhové složení a strukturu vegetace dopadových ploch s důrazem na schopnost obnovy populace vřesu obecného. Současně si kladla cíl zodpovědět, zda je existence tohoto unikátního biotopu požáry podmíněna. Tato práce zahrnuje data sesbíraná v průběhu tří vegetačních sezon 2016-2018 a data ze tří klíčících pokusů testujících míru odpovědi místních semen vřesu na podmínky požáru.

Otázky práce:

- 1) Jak se vyvíjí vegetace vřesoviště a charakteristiky vřesu z oblasti dopadových ploch v CHKO Brdy v čase od narušení biotopu požárem?
- 2) Jak je schopnost klíčení semen vřesu z dopadových ploch ovlivněna různými typy substrátů? Je stimulována produkty hoření (kouř, zvýšená teplota, popel)?
- 3) Je řízené vypalování vhodným managementem pro zachování tohoto biotopu v CHKO Brdy? Jaký je vhodný interval a severita řízených požárů?

2 Metodika

2.1 Terénní část

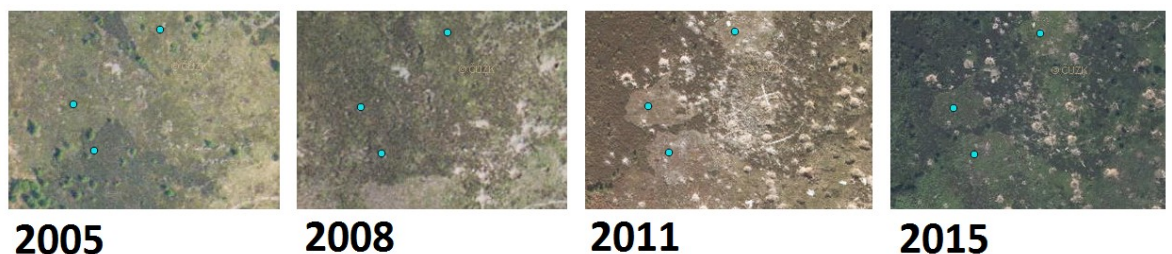
Terénní část práce byla rozdělena na úroveň dlouhodobého a krátkodobého vývoje vřesoviště po narušení požárem.

Těžištěm první části práce byl výzkum lokalit se zvětšujícím se časovým odstupem od poslední požárové události (zahoření?) (space for time substitution design (Pickett, 1989) pomocí metody fytoecologického snímkování a charakterizování vitality porostů vřesu. Získaná data byla použita pro rekonstrukci sukcesního vývoje vřesoviště v časovém rozpětí 8 dekad.

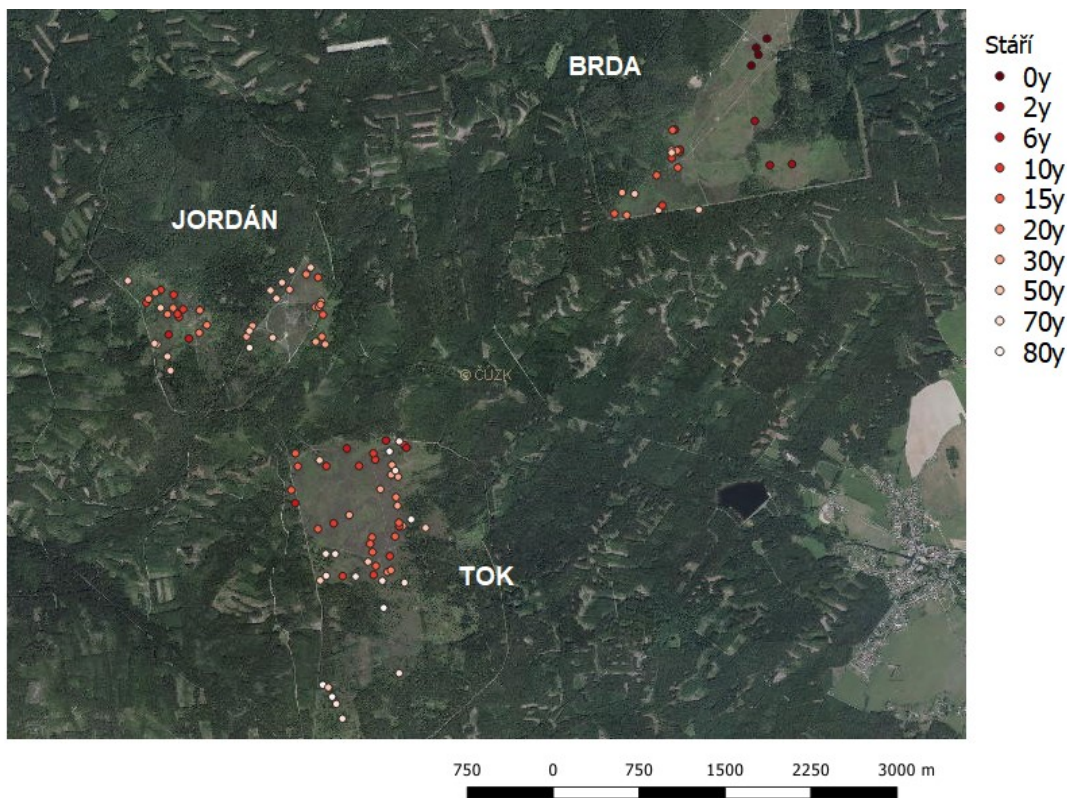
Druhá úroveň terénní části této práce spočívala v podrobném sledování vývoje vegetace recentního spáleniště na dopadové ploše Jordán, vypáleného experimentálně v rámci hasičského cvičení v roce 2016.

2.1.1 Lokalita

Výběr vhodných lokalit pro výzkum dlouhodobého vývoje vřesovišť byl proveden pomocí archivní evidence požárů HZS Jince a analýzy historických až současných leteckých snímků dopadových ploch (obr č. 3). Rozdíl ve stáří mezi snímky se pohybuje od 1 roku (mladší vývojová stadia vřesoviště) do 10 let (nejstarší, často již zalesněná stadia), průměrný rozdíl mezi snímky je 4 roky. Celkem bylo identifikováno 122 vhodných lokalit (obr č. 5, tabulka č. 1).



Obr č. 4: Příklad analýzy leteckých snímků. Na výřezech leteckých snímků lze pozorovat hranice jednotlivých požárů a jejich časový překryv (dopadová plocha Jordán, letecká střelnice).



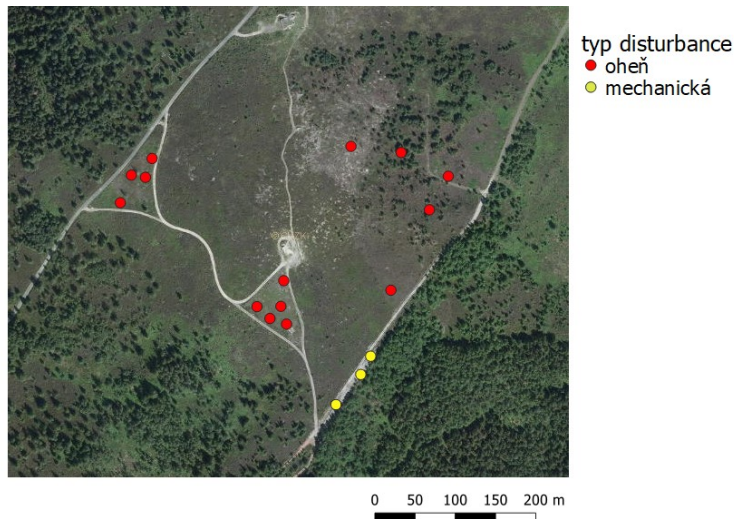
Obr. č. 5: Rozmístění fytoecologických snímků na dopadových plochách Brda, Jordán a Tok. Barevná škála znázorňuje stáří stanovišť, tzn. dobu, která uplynula od posledního požáru.

Tabulka č. 1: Distribuce snímků v zobrazených věkových kategoriích.

Kategorie	rozsah	n
0y	0	4
2y	1-2	4
6y	3-6	7
10y	7-10	19
15y	11-15	16
20y	16-20	17
30y	21-30	16
50y	31-50	22
70y	51-70	12
80y	71-80	5

Před experimentálním vypálením části DP Jordán bylo na lokalitě rovnoměrně rozmístěno 10 stálých ploch a zaznamenán stav jejich vegetace. Požár zasáhl 9 z nich, které byly nadále pravidelně sledovány v průběhu následujících 3 sezon (první vegetační sezona nastala po 3 měsících od vypálení). Pro jednoduché porovnání efektu vypálení s efektem mechanické disturbance bez přítomnosti požáru, 3 trvalé plochy

byly v blízkosti experimentálního spáleniště založeny na místě, kde došlo v rámci hasičského cvičení k nácvičku tvorby protipožárového pásu pomocí buldozeru. Pro tyto plochy není zaznamenán stav před disturbancí (obr. č. 6).



Obr. č. 6: Mapa rozmístění trvalých ploch na ploše experimentálního požáru a zahoření dopadové plochy z r. 2017 (vyznačené červeně) a na místě mechanické disturbance bez zasažení požárem (žlutě).

2.1.2 Sběr dat

Na každé z ploch byl umístěn fytoecologický snímek o velikosti 5x5 m (jeden, větší počet v případě potřeby pokrytí variability podmínek stanoviště), jehož záznam byl prováděn následovně: na procentuální škále byla odhadnuta pokryvnost jednotlivých vegetačních pater (stromové, keřové, bylinné, mechové a lišejníkové), pokryvnost kamení a pokryvnost odhalené půdy (plochy zcela bez vegetace), na třech místech ve snímku byla změřena tloušťka opadu, a následně byla s využitím devítimístné Braun-Blanquetovy škály (Moravec, 1994) ve snímku odhadnuta pokryvnost jednotlivých druhů cévnatých rostlin, mechorostů a lišejníků.

Speciální pozornost byla věnována klíčovému druhu brdských vřesovišť, vřesu obecnému: zaznamenávány byly procentuální pokryvnost 5 jeho výškových tříd (do 30, 60, 100, 150 cm a nad, hodnota byla měřena na natažených větvích), procentuální pokryvnost odumřelých, uschlých větví a počet semenáčků.

Pro každý snímek byla zaznamenána geografická poloha pomocí přístroje GPS, sklon terénu, expozice ke světovým stranám a zjištěna tloušťka vrstvy opadu. V každém

snímku byl na závěr ze tří náhodných bodů odebrán ze svrchní vrstvy půdy po odstranění opadu směsný půdní vzorek pomocí Kopeckého válečku pro analýzu pH.

V rámci řízeného vypálení bylo na lokalitě provedeno měření průběhu teplot během požáru. Teploty byly odečítány na 10 měřících bodech 6 teplotními senzory umístěných v různých výškách (hloubkách), aby bylo možné postihnout průběh teplot nad a pod povrchem půdy. Měření a vyhodnocení těchto dat provedli pracovníci Technického ústavu požární ochrany a Fakulty bezpečnostního inženýrství Vysoké školy báňské v Ostravě.

2.1.3 Laboratorní analýzy

Půdní vzorky byly po přesunu do laboratoře vysušeny za standartních laboratorních podmínek.

Vzorky odebrané na každé z trvalých ploch před a po řízeném (3 měsíce po požáru) vypálení byly po vysušení přesety na sítěch o hrubosti 2 mm a 0,01 mm a za účelem identifikace přímého efektu požáru odeslány do laboratoře pedologie Botanického ústavu AV ČR k analýzám obsahu následujících komponent: pH, C, N, P, K, S a Pb.

Ostatní vzorky byly přesety na sítě o hrubosti 2 mm a připraveny pro analýzu pH v laboratoři Geobotaniky PřF UK. Analýza probíhala dle standartního protokolu laboratoře pedologie BÚ AV, aby bylo možné zaručit porovnatelnost s předchozími výsledky: 5 ml jemnozeme bylo smícháno v poměru 1:5 s deionizovanou vodou, extrahováno v rotační třepačce po dobu 30 minut a necháno 90 minut ustálit. Následně byla u každého vzorku třikrát změřena hodnota pH pomocí pH metru ph/Cond 340i.

2.1.4 Analýza dat

V celkovém počtu 175 fytoecnologických snímků (122 snímků vytvořených na základě analýzy leteckých snímků a hasičské evidence, 53 snímků na trvalých plochách) bylo identifikováno 60 druhů cévnatých rostlin a 37 druhů mechorostů. Lišejníků bylo

identifikováno 6 druhů, ovšem nakonec bylo s rodem *Cladonia* zacházeno na úrovni *Cladonia* species, takže výsledný počet druhů lišejníků vstupující do analýz byl 2.

Sebraná data byla převedena do databáze pomocí programu Turboveg, překontrolována v programu JUICE (Tichý, 2002) a po převedení pokryvností druhů na ordinální škálu (van der Maarelůva transformace) (Westhoff & van der Maarel, 1973) připravena pro mnohorozměrné analýzy v programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012) a jednorozměrné analýzy v programu R, verze 3.5.2 (R Core Team, 2018).

Pomocí programu JUICE byly určeny Ellenbergovy indikační hodnoty (EIV) pro každý snímek, pro porovnání ve variantách vážené i nevážené pokryvností druhů cévnatých rostlin ve snímku. V analýzách byly použity EIV vážené pokryvností druhů. Dále byla vytvořena synoptická tabulka s určením fidelity a procentuálního zastoupení druhů v jednotlivých kategoriích stáří vřesoviště s využitím programu JUICE. Hodnoty fidelity byly vypočteny na základě presence/absence pro druhy jejichž signifikance daná Fisherovým exaktním testem byla pod hranicí $p=0,01$.

Analýza dlouhodobého vývoje vřesoviště byla provedena na datovém souboru 137 snímků – k základnímu počtu 122 bylo náhodně vybráno jedno opakování z každé trvalé plochy (ostatní nebyly zahrnuty, aby nedošlo k pseudoreplikaci dat).

Napřed byla provedena explorace environmentálních faktorů a kategorií vřesu metodou analýzy hlavních komponent (PCA).

Následně byla provedena přímá ordinace vztahu těchto proměnných ke stáří stanoviště pomocí přímé redundanční analýzy (RDA). Environmentální faktory v této analýze zahrnovaly pokryvnosti jednotlivých vegetačních pater, pokryvnost odhalené půdy, tloušťku opadu, pokryvnost rašeliníku a počet druhů. Zahrnuty byly všechny zaznamenané vřesové kategorie: vřes 1 = výšková kategorie do 30 cm, vřes 2 = 30-60 cm, vřes 3 = 60-100 cm, vřes 4 = 100-150 cm, vřes 5 = nad 150 cm, odumřelý vřes (*vres_dead*) a klíčící vřes (*vres_jv*). Pro ilustraci rozdílů sebraných dat mezi jednotlivými dopadovými plochami byla součástí identita lokality. Měřené pH nebylo do této analýzy zahrnuto kvůli chybějícím hodnotám (vysvětleno níže).

Pro nepřímou analýzu druhového složení byla zvolena metoda detrendované korespondenční analýzy (DCA). Se druhy s počtem výskytů menším než 4 nebylo v analýze počítáno, celkový počet druhů vstupující do analýzy byl následně 57.

Délka gradientu první osy DCA byla delší než 3 SD a protože bylo předpokládáno spíše nelineární rozložení druhových optim podél časového vývoje vřesoviště, pro přímou analýzu vývoje druhového složení v čase byla zvolena metoda kanonické korespondenční analýzy (CCA). Do této analýzy bylo zahrnuto 11 pasivních environmentálních proměnných (supplementary variables): Ellenbergovy hodnoty pro světlo, reakci, teplotu a vlhkost, které odrážejí reakci odpověď rostlin na podmínky stanoviště; tloušťka opadu, pokryvnost rašeliníku a měřené pH stanoviště, představující faktory, které mohou významně ovlivňovat rozdělení druhů; kategorie vřesu související s jeho vitalitou (*vres_jv*, *vres_1*, *vres_dead*).

Pro detailní pohled na dynamiku struktury společenstva byla pro každý snímek dále vypočtena hodnota shrnující pokryvnost každé z následujících funkčních skupin rostlin vřesoviště: trav, bylin, brusnic, mechorostů, lišejníků, stromů, juvenilních stromů, hasivky a vřesu. S vřesem bylo nakládáno samostatně kvůli jeho klíčové funkci ve společenstvu, s hasivkou pak z důvodu jejích kompetičních interakcí s vřesem (Watt, 1955).

Závislost pokryvnosti těchto skupin a stáří stanoviště pak byla modelována pomocí metody lokální regrese metodou loess (Cleveland et al., 1992). Dále byl vypočten interval spolehlivosti této závislosti v rozsahu dvojnásobku střední chyby průměru (SEM) v kladném i záporném směru osy y. Při modelování této závislosti byly pokryvnost i stáří plochy transformovány na odmocninou škálu.

Stejným způsobem byla pro každý snímek vypočtena hodnota shrnující pokryvnosti jednotlivých výškových skupin vřesu, pokryvnost odumřelého porostu vřesu a počet klíčících jedinců. Analogicky byla modelována i zobrazena závislost těchto kategorií a stáří stanoviště metodou lokální regrese loess.

Vztah měřeného pH a stáří stanoviště byl také modelován stejným způsobem pomocí lokální regrese. Pro tuto závislost bylo použito 114 datových bodů, hodnoty pH pro zbývající snímky nebyly dostupné částečně z důvodu ztráty a částečně kvůli nemožnosti odebrat půdní vzorek na plochách, kde byla silná vrstva rašeliníku.

Hodnoty stáří byly při použití lokální regrese transformovány odmocninou, hodnoty pH nebyly nijak transformovány. Klesající trend závislosti pH na stáří stanoviště byl nakonec otestován pomocí lineární regrese (stáří opět v odmocninové transformaci), nejprve průběh v rámci celé časové řady, a poté zvlášť na stanovištích do 7 let a starších (v intervalu 0-7 let byl klesající trend nejvýraznější).

Při analýze krátkodobého vývoje vřesoviště po požáru byla použita data opakovaně sbíraná na trvalých plochách experimentálního vypálení z roku 2016 a požáru z roku 2017. Celkový počet snímků byl 47 (včetně 10 snímků sebraných na ploše před experimentálním požárem). Cílem této analýzy bylo postihnout vývoj vřesoviště v krátkém horizontu od narušení požárem a porovnání stavu společenstva před vypálením a po něm.

Nejprve byla opět provedena explorace environmentálních faktorů a kategorií vřesu metodou analýzy hlavních komponent (parciální PCA). Jako kovariáta byla v analýze použita identita trvalé plochy, stejně jako v následujících analýzách.

Následně byla provedena přímá ordinace vztahu těchto proměnných a stáří vřesoviště pomocí parciální RDA. Stáří stanoviště bylo v analýze definováno jako faktor o hladinách 0x (stáří 0 let), 1x (rok od požáru) a 2x (dva roky od požáru). Environmentální faktory vstupující do této analýzy byly pokryvnosti jednotlivých vegetačních pater, pokryvnost odhalené půdy a kamení, pokryvnost rašeliníku, tloušťka opadu a počet druhů, a dále byly zahrnuty všechny kategorie vřesu. Další parciální RDA analýza byla provedena pro porovnání těchto proměnných mezi stavem vřesoviště před a po disturbanci požárem. Vysvětlující faktor měl v tomto případě dvě hladiny před a po.

Nakonec však byla vytvořena shrnující analýza (parciální RDA) vzájemně porovnávací stav společenstva před požárem a roků následujících po něm. Vysvětlující proměnnou byl faktor o čtyřech hladinách 0x, 1x, 2x a před.

Rozdíly v druhovém složení trvalých ploch před požárem a v letech následujících vypálení byly analyzované metodou parciální CCA. Druhy s výskytem nižším než 2 nebyly v analýze zahrnuty a celkový počet druhů vstupujících do analýzy tak byl poté

47. Důvodem snížení hladiny výskytů započtených druhů oproti analýze dlouhodobého vývoje vřesoviště byl celkově nižší počet snímků v této analýze. V analýze bylo zahrnuto 11 pasivních environmentálních faktorů (supplementary variables): Ellenbergovy hodnoty pro světlo, reakci, živiny a vlhkost; tloušťka opadu, pokryvnost odhalené půdy a měřené pH stanoviště; kategorie vřesu související s jeho vitalitou (*vres_jv*, *vres_1*, *vres_dead*) a počet druhů.

Porovnání změny obsahů půdních komponent bylo provedeno pomocí Wilcoxonova dvouvýběrového párového testu.

2.2 Laboratorní část

Předběžné pokusy

V experimentální části práce byla sledována schopnost klíčení semen vřesu z dopadových ploch v CHKO Brdy ve vztahu k různým typům substrátu (opad z vřesoviště, čistý filtrační papír) a přímým produktům hoření odděleně (kouř, zvýšená teplota, popel).

Tato vlastnost byla experimentálně testována ve 3 po sobě následujících letech v pokusu pilotním (jaro 2017), hlavním (zima 2017) a rozšířeném (zima 2018). Specifika jednotlivých pokusů jsou dále rozvedena.

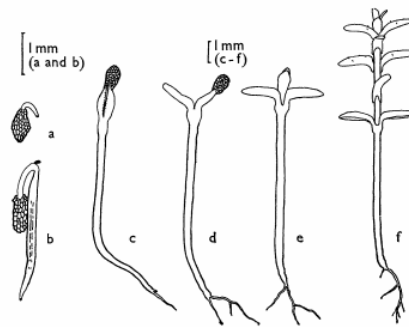
2.2.1 Sběr materiálu

Sběr semen pro pokusy probíhal vždy předcházející podzim v době vrcholu zralosti semen vřesu zvláště na každé z dopadových ploch Brda, Jordán a Tok, aby byla zajištěna vyváženost pokusu a identifikovány možné rozdíly v odpovědi lokalit vyplývající z potenciálně odlišných disturbančních režimů (Vandvik et al., 2014). Po přesunu do laboratoře byla semena rozprostřena na filtračním papírem vyložené plastové tácy, vysušena za laboratorních podmínek (20°) a následně uskladněna v papírových obálkách do doby startování pokusů. Veškerý další potřebný materiál (opad, prohořelý opad z recentního spáleniště, palivo pro pálení – vřes a hasivka) byl

také nasbírán přímo na lokalitě pro co nejautentičtější převedení procesů odehrávajících se během požárové disturbance do podmínek laboratoře.

2.2.2 Pilotní pokus

Před započítím pilotního pokusu byl proveden kontrolní test klíčivosti semen za standardních podmínek (70 semen na čistém filtračním papíře, vystaveno pokojové teplotě a přirozené světelné periodě), který ukázal, že semena jsou infikována houbovými hyfami. Protože byla klíčivost vzorku znatelně nižší oproti výsledkům podobných publikovaných výzkumů (Helsper & Klerken, 1984; Thomas & Davies, 2002) a tento výsledek jsem přisuzovala vlivu rozvíjející se houbové infekce, rozhodla jsem se přistoupit ke sterilizaci semen.



Obr. 7: Stadia vývoje semenáčku vřesu. (a) cca 10 dní od navlhčení semen; (b) cca 12 dní; (c) cca 18 dní; (d) cca 20 dní; (e) cca 40 dní; (f) cca 60 dní. Převzato z Gimingham (1960)

Druhý kontrolní test byl proveden po sterilizaci semen 5% a 10% roztokem Savo po dobu 5 minut a ukázal, že obě varianty jsou schopné houbovou infekci efektivně potlačit. Vzhledem k tomu, že při sterilizaci pomocí chemikálie jako je chlornan sodný může současně s odstraněním patogenů docházet také k narušení osemení a pozitivnímu ovlivnění klíčivosti (Helsper & Klerken, 1984 – v jejich případě využíván pro sterilizaci chlornan vápenatý; T. Figura – osobní sdělení), pro cílový pokus jsem zvolila koncentraci nižší, abych předešla pozitivnímu ovlivnění klíčivosti sterilizací samotnou, či dokonce usmrcení embryí.

Později byla vedle roztoku Savo stejným způsobem testována možnost sterilizace ethanolem. Jejím účinkem bylo taktéž úspěšné potlačení houbové infekce a pro větší šetrnost ethanolu oproti roztoku Savo byla využita dále v hlavních pokusech.

Design pokusu

V experimentu byla odpověď každé z lokalit Brda, Jordán a Tok zvlášť testována v pěti následujících variantách:

- a) klíčení na čistém filtračním papíře (kontrolní test)
- b) klíčení na sebrané povrchové vrstvě opadu
- c) klíčení na popelu
- d) klíčení na filtračním papíře vystavenému ve vlhkém stavu studenému kouři nad hořícím materiálem z dopadových ploch
- e) klíčení po ovlivnění teplotním šokem: 50°C, 75°C a 100°C.

V každém testu bylo na Petriho misku umístěno 20 semen vřesu (sterilizace 5% roztokem Savo po dobu 5 minut), která byla kultivována po dobu 28 dnů v klimaboxu za stálé teploty 20 °C ve dne a 10 °C v noci při světelné periodě 16/8. Každý test měl 5 opakování. Na konci pokusu byly zaznamenány počty klíčících jedinců.

Popel pro pokus byl získán spálením opadu a rostlinného materiálu sebraného na dopadových plochách.

Pro stimulaci klíčení semen kouřovými částicemi byla testovaná semena společně s navlhčeným filtračním papírem, určeným k jejich kultivaci, připevněna ke kovové mřížce, a vystavena kouři bez ovlivnění zvýšenou teplotou. Zdrojem kouře byl taktéž na dopadových plochách nasbíraný opad a rostlinný materiál. Filtrační papír byl několikrát navlhčován i v průběhu tohoto procesu, aby došlo ke spolehlivému zachycení kouřových částic (Mojzes & Kalapos, 2014).

Test teplotní stimulace byl prováděno ve třech variantách. Jelikož se odborná literatura zcela neshoduje v hodnotách teplot, jaké mají na semena vřesu pozitivní vliv a které již mohou způsobovat mortalitu (Whittaker & Gimingham, 1962; Moreira et al., 2010;

Schimmel & Granström, 1996), byly otestovány následující tři teplotní úrovně: 50°C, 75°C a 100°C. Tyto hodnoty byly vybrány s ohledem na studii Schimmel & Granström (1996), ve které je hodnota 60°C již považována za letální pro semena vřesu, avšak není zaznamenávána pod hranicí 3 cm hloubky povrchu, kde se zpravidla nachází jeho semenná banka. Hodnota 50 °C tedy neměla viabilitu semen ohrožovat a naopak mohla poskytnout prostor pro pozitivní stimulaci klíčivosti. Hodnota 75 °C sloužila pro demonstraci efektu teploty v mělčích vrstvách půdy. Hodnota 100 °C měla napodobovat teplotní podmínky v požáru na odhaleném povrchu půdy. Petriho misky se sadami semen byly před kultivací na dobu 5 min umístěny do elektrické sušárny se stabilními hodnotami těchto teplot.

2.2.3 Pokus 1

První hlavní experiment byl oproti pilotnímu pokusu rozšířen o nejvyšší variantu teplotního šoku: 150 °C. Tato varianta byla do experimentu zařazena z důvodu, že výsledky pilotního pokusu ukazovaly na značnou toleranci semen vřesu vůči doposud nejvyšším použitým teplotám a měla za cíl reprezentovat ještě extrémnější podmínky, kterým mohou být semena vřesu během požáru vystavena, případně dosáhnout na podmínky limitující jejich životaschopnost.

Pro test klíčení semen v kontaktu s popelem byl substrát sebrán na recentním spáleništi. Jeho obsahem tak byla směs popela a neprohořelého opadu. Původní varianta s námi vytvořeným popelem byla nahrazena, protože klíčivost semen v tomto treatmentu pilotního pokusu byla téměř nulová a nová varianta se jevila vhodnější pro demonstraci reality na spáleništi.

Úskalím lokálně sebraného substrátu se v pilotním pokusu ukázala být v něm přítomná semenná banka, jejíž klíčení v průběhu pokusu komplikovalo identifikaci a odečet cílových semen experimentu. Kvůli eliminaci těchto nežádoucích semenáčků byly před hlavními pokusy substrát ze spáleniště i opad z vřesoviště bez disturbance požárem 1 měsíc před začátkem pokusu rozprostřeny ve vrstvě 1 cm na filtračním papírem vyložené plastové tácy, překryty perforovanou průhlednou folií a umístěny do klimaboxu s teplotní a světelnou periodou pokusu. Klíčící jedinci substrátu byli

průběžně odstraňování. Umístění testovaných semen na Petriho miskách bylo následně v pokusu pečlivě označeno pomocí kovových drátků v plastové bužírce, aby byla s jistotou možná jejich identifikace.

Postup realizace ostatních treatmentů zůstal zachován (viz Pilotní pokus).

Design pokusu

Odpověď každé z lokalit Brda, Jordán a Tok byla zvlášť testována v pěti následujících variantách:

- a) klíčení na čistém filtračním papíře (kontrolní test)
- b) klíčení na sebrané povrchové vrstvě opadu
- c) klíčení na sebrané povrchové vrstvě prohořelého opadu z recentního spáleniště
- d) klíčení na filtračním papíře vystavenému ve vlhkém stavu studenému kouři nad hořícím materiálem z dopadových ploch
- e) klíčení po ovlivnění teplotním šokem: 50 °C, 75 °C a 100 °C, 150 °C.

V každém testu bylo na Petriho misku umístěno 20 semen vřesu (sterilizace ethanolem po dobu 5 minut), která byla kultivována po dobu 28 dnů v klimaboxu za stálé teploty 23 °C ve dne a 13 °C v noci (důvodem posunu kapacitní důvody klimaboxu, sdíleného s další studentkou) při světelné periodě 16/8. Počet opakování každého testu byl navýšen na 10. Na konci pokusu byly zaznamenány počty klíčících jedinců a nově současně byly zaznamenávány počty průběžně přibývajících jedinců.

2.2.4 Pokus 2

Díky navázání spolupráce s norskými kolegy ze skupiny prof. Vigdis Vandvik (University of Bergen) bylo možné rozšířit pokus o porovnání odpovědi klíčení semen z brdských dopadových ploch na přímé produkty požáru a testované substrátové typy s reakcí semen vřesu z pobřežních vřesovišť západního Norska (Lygra, 40 km severozápadně od města Bergen), kde je řízené vypalování tradičním managementem po tisíce let společně se sběrem rašeliníku z vlhčích pasáží a pastvou ovcí. Semena zde

byla sbírána v srpnu 2018, tamní době vrcholu zralosti semen vřesu, vysušena za laboratorní teploty a odeslána do ČR.

Z kapacitních důvodů byla z tohoto pokusu opět odebrána nejvyšší varianta testu teplotního šoku.

Postup realizace ostatních treatmentů zůstal zachován.

Design pokusu

V experimentu byla odpověď každé z lokalit Brda, Jordán, Tok a Lygra (Norsko) zvlášť testována v pěti následujících variantách:

- a) klíčení na čistém filtračním papíře (kontrolní test)
- b) klíčení na sebrané povrchové vrstvě opadu
- c) klíčení na sebrané povrchové vrstvě prohořelého opadu z recentního spáleniště
- d) klíčení na filtračním papíře vystavenému ve vlhkém stavu kouři nad hořícím materiálem z dopadových ploch
- e) klíčení po ovlivnění teplotním šokem: 50 °C, 75 °C a 100 °C.

V každém testu bylo na Petriho misku umístěno 20 semen vřesu (sterilizace ethanolem po dobu 5 minut), která byla kultivována po dobu 35 dnů v klimaboxu za stálé teploty 20 °C ve dne a 10 °C v noci (důvodem posunu opět kapacitní důvody sdíleného klimaboxu) při světelné periodě 16/8. Každý test měl 10 opakování. Na konci pokusu byly zaznamenány počty klíčících jedinců a současně byly zaznamenávány počty průběžně přibývajících jedinců.

Původní plánovaná doba trvání pokusu (28 dní) byla prodloužena na finálních 35 dní kvůli poruchám klimaboxu v prvním týdnu kultivace, které byly pravděpodobnou příčinou zpožděného startu klíčení a neukončeného přibývání nových klíčících jedinců v době plánovaného ukončení pokusu.

2.2.5 Tabulky počtu semen na treatmenty v pokusech

Změny v designu pokusů oproti předcházejícímu jsou znázorněny **tučným** písmem.

Tabulka č. 2: Pilotní pokus (jaro 2017)

Lokalita/Treatment	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	T50	T75	T100
Brda	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5
Jordán	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5
Tok	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5	20x5

Tabulka č. 3: Pokus 1 (2017)

Lok/Treatment	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	T50	T75	T100	T150
Brda	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10
Jordán	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10
Tok	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10

Tabulka č. 4: Pokus 2 (2018)

Lokalita/Treatment	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	T50	T75	T100
Brda	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10
Jordán	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10
Tok	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10
Lygra	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10	20x10

2.2.6 Analýza dat

Výsledky jednotlivých experimentů byly analyzovány pomocí jednorozměrných statistických metod programu R, verze 3.5.2. Vliv dílčích treatmentů a rozdílnost jejich efektu na klíčivost semen byl testován pomocí Wilcoxonova testu pro párová porovnání

s použitím BH korekce. (Benjamini & Hochberg, 1995). Tento test byl zvolen a dále používán kvůli nenormálnímu rozdělení testované proměnné.

Pro analýzy pilotního a prvního experimentu byla použita data odečtená 28. den pokusu (ukončení pokusu). Pro analýzu druhého pokusu byla použita data odečtená 35. den, protože pravděpodobně kvůli poruchám klimaboxu v prvním týdnu experimentu došlo k opožděnému startu klíčení a zároveň k neukončenému přibývání nových klíčících jedinců v den 28. Zřejmě byl tedy celý průběh pokusu opožděn a data odečtená 35. den jsou tak uvažována jako analogie 28. dne ostatních pokusů.

Rozdíly v klíčivosti kontrolních testů jednotlivých lokalit (Brda, Jordán, Tok), patrné na základě explorativní analýzy, byly testovány pomocí Wilcoxonova testu pro párová porovnání s použitím BH korekce. Jeho výsledky potvrdily, že v Pokusu 1 byla klíčivost kontroly lokality Brda vyšší než na lokalitě Jordán ($p=0.030$), a v Pokusu 2 klíčivost kontroly lokality Tok nižší než na lokalitě Brda ($p=0.006$) i na lokalitě Jordán ($p=0.017$). Tyto rozdíly byly v analýzách dílčích experimentů zanedbávány.

V rámci souhrnného datasetu všech tří pokusů byla stejnou metodou prokázána vyšší klíčivost kontrolního testu lokality Brda oproti lokalitě Jordán ($p=0.008$) i Tok ($p=0.0032$). Za účelem identifikování rozdílů mezi celkovými odpověďmi lokalit na testované podmínky (přímé produkty požáru, zvýšená teplota a různé substráty) byl proto dále vypočítán rozdíl počtu vyklíčených semen jednotlivých testů a průměrně vyklíčeného počtu semen na kontrole stejného pokusu a stejné lokality. Tato hodnota představovala počet vyklíčených semen, připadající na čistý efekt treatmentu daného testu, a dále byla testována pomocí Wilcoxonova testu pro párová porovnání s použitím BH korekce.

Následně byla provedena souhrnná analýza efektů jednotlivých treatmentů na klíčení semen vřesu z dopadových ploch v CHKO Brdy. Za tímto účelem byl vytvořen lineární model se smíšenými efekty, pomocí kterého byl odfiltrován nežádoucí vliv rozdílů mezi jednotlivými pokusy (Pilotní pokus, Pokus 1, Pokus 2) a rozdílů v klíčení mezi lokalitami (Brda, Jordán, Tok). V tomto modelu byl použit jako faktor s náhodným efektem nově vytvořený faktor blok, který byl nakódován tak, aby představoval kombinaci identity pokusu a lokality. Dále byl odfiltrován vliv interakce tohoto faktoru a testovaných treatmentů (treatment:blok). Pro vzájemná porovnání treatmentů byla

poté vytvořena série analogických modelů, ve kterých bylo prohazováno pořadí hladin faktoru treatment.

Model byl vytvořen pomocí balíčků lme4 (Bates et al., 2015) a lmerTest (Kuznetsova et al., 2017). Výpočet variability vysvětlené pevnými a náhodnými efekty modelu byl proveden pomocí balíčku MuMIn (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

Grafické znázornění signifikantních rozdílů mezi testovanými skupinami všech předcházejících testů (treatmenty, lokality) bylo vytvořeno pomocí balíčku multcompView (<https://CRAN.R-project.org/package=multcompView>).

Na závěr byla provedena analýza porovnání reakce semen na jednotlivé treatmenty mezi semeny z CHKO Brdy a pobřežního vřesoviště norské Lygry. Stejným způsobem jako při porovnání odpovědi semen z jednotlivých dopadových ploch (viz výše) bylo dosaženo hodnot očištěných od vlivu různé kontrolní klíčivosti, které byly následně testovány pomocí Wilcoxonova testu pro párová porovnání s použitím BH korekce.

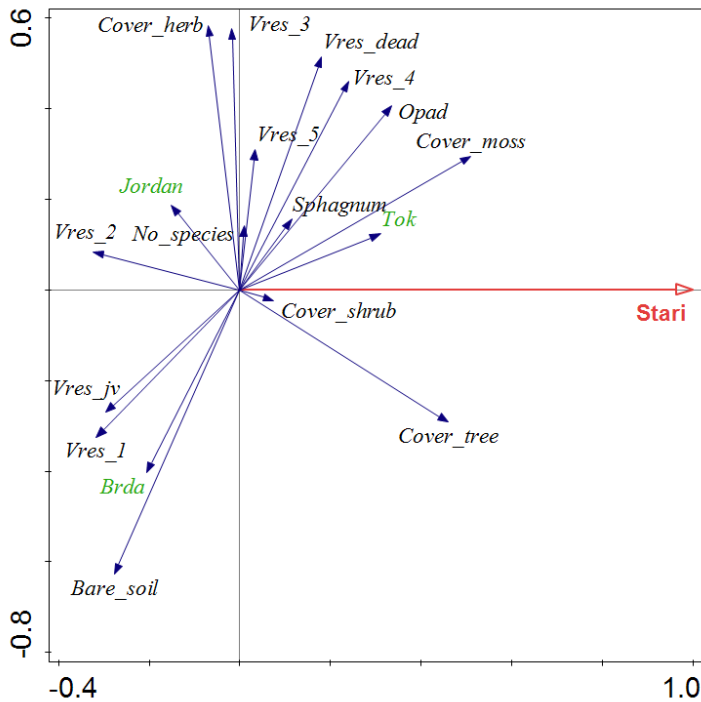
3 Výsledky

3.1 Výsledky terénní části

3.1.1 Dlouhodobý vývoj vřesoviště

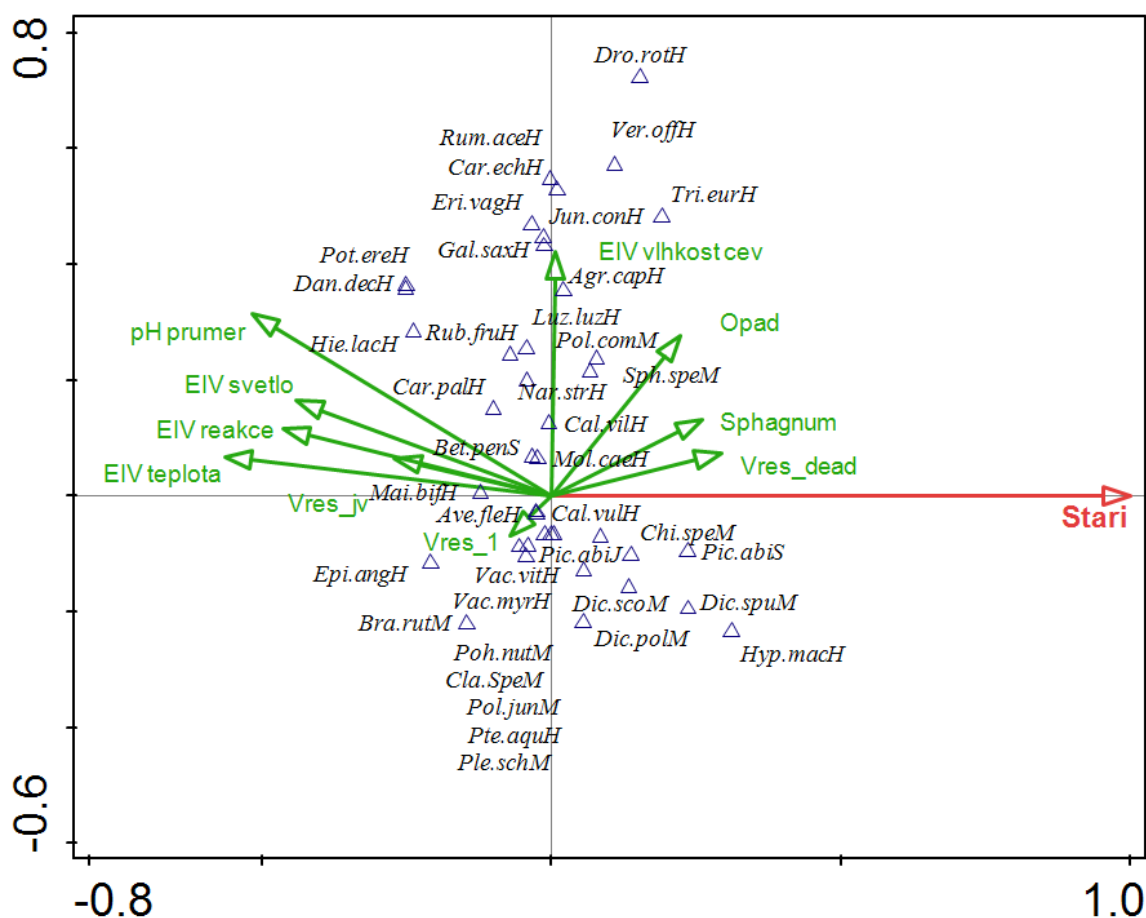
Mnohorozměrná analýza dlouhodobého vývoje vřesoviště ukázala, že stáří společenstva, tzn. doba, která uplynula od posledního narušení požáru, významně ovlivňuje zastoupení kategorií vřesu a environmentální charakteristiku tohoto společenstva (Graf č. 1). Efekt stáří byl signifikantní ($p=0.002$) a vysvětlil 6,8 % variability.

Na mladších stanovištích, vyznačujících se větší mírou odhalené půdy, nejvíce docházelo ke generativní obnově vřesu (vres_jv) a k výskytu nejnižší výškové třídy vřesu (vres_1), která zahrnuje i obnovu vegetativní cestou. Současně na mladších stanovištích dosahovala nejvyšších pokryvností výšková třída vres_2, avšak její hodnoty korelovaly méně s pokryvností odhalené půdy. S přibývajícím věkem docházelo ke zvyšování pokryvnosti mechového, stromového a částečně i keřového patra, a dále k zvětšování vrstvy opadu. Na starších plochách se ve větší míře vyskytovaly vyšší vřesové kategorie, (vres_4 a vres_5) a pokryvnost odumřelých částí vřesu. Pokryvnost střední výškové třídy vřesu (vres_3) nevykazovala vztah se změnou stáří společenstva, ale byla silně korelována s pokryvností bylinného patra. Pokryvnost rašeliníku (*Sphagnum*) se zvyšovala na starších plochách a společně s tloušťkou opadu byla v negativním vztahu s výskytem klíčících semenáčků a nejnižší výškové třídy vřesu. Počet druhů se s vývojem vřesoviště neměnil.



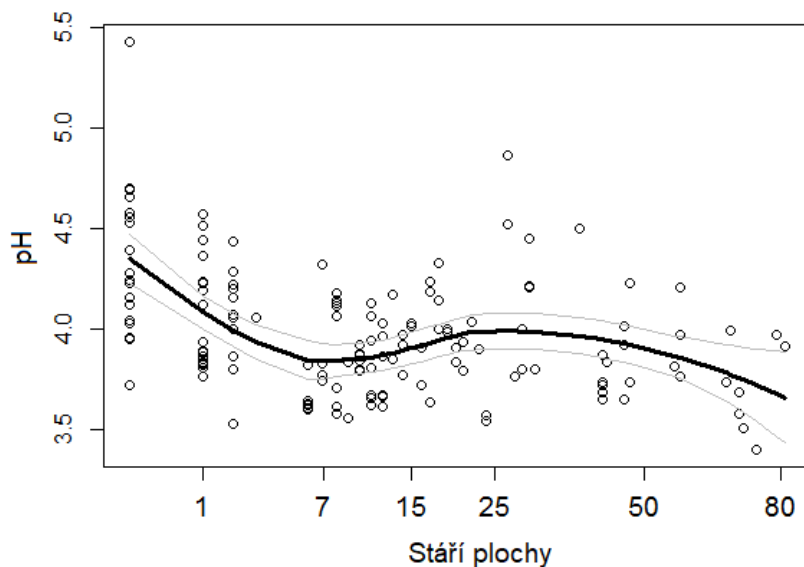
Graf č. 1: RDA kategorií vřesu a environmentálních faktorů vřesoviště. Variabilita vysvětlená první hlavní osou (vysvětlující proměnná Stari): 6,84 %; druhou hlavní osou: 13,47 % (pseudo-F=9.9, p=0.002). Vres_jv = počet klíčících semenáčků, Vres_1 = výšková kategorie do 30 cm, Vres_2 = 30-60 cm, Vres_3 = 60-100 cm, Vres_4 = 100-150 cm, Vres_5 = nad 150 cm, Vres_dead = odumřelý porost, Opad = tloušťka opadu.

Výsledky analýzy druhového složení ukázaly, že pomocí stáří společenstva lze vysvětlit 2,16 % variability druhů. Typické druhy bylinného i mechového patra vřesoviště byly přítomny ve společenstvu nezávisle na jeho stáří (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtus a vitis-iddaea*, *Pteridium aquilinum*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa* a *Nardus stricta*, *Pleurozium schreberi* či *Cladonia spp.*), současně se vedle nich objevovaly juvenilní stadia náletových dřevin. Na mladších vřesovištích se vyskytovaly bylinné druhy jako *Hieracium lachenali*, *Potentilla erecta*, *Maianthemum bifolium* a *Epilobium angustifolium*. Na starších plochách bylo více zastoupeno stromové patro a mechorosty. V datech byl patrný daleko významnější gradient ovlivňující druhové složení, doprovázený vlhkomilnými druhy cévnatých rostlin (*Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*) i mechů (*Sphagnum sp.*, *Polytrichum commune*), avšak současně také druhy, které nejsou vázány na vlhké prostředí (*Galium saxatile*, *Veronica officinalis*). S tímto gradientem při promítnutí pasivních proměnných velmi přesně korelovala EIV pro vlhkost. Na mladších plochách se vyskytovaly druhy s vyššími EIV pro světlo, reakci a teplotu (graf č. 2).



Graf č. 2: Výsledky CCA změny druhového složení v čase. Variabilita vysvětlená proměnnou Stari: 2,16 %; druhou hlavní osou: 35 % (pseudo-F=2,5, p=0,004). Zobrazeno 40 druhů, zeleně promítnuty pasivní environmentální proměnné (supplementary vars): pH prumer = měřené pH; Opad = tloušťka opadu; Sphagnum = pokryvnost rašelíniku; Ellenbergovy indikační hodnoty pro světlo, reakci, teplotu a vlhkost; Vres_jv = počet klíčících semenáčků, Vres_1 = výšková kategorie vřesu do 30 cm, Vres_dead = pokryvnost odumřelého porostu.

Výsledky analýzy pH půdy ukázaly, že hodnota pH se snižuje se vzrůstajícím stářím vřesoviště v celém průběhu jeho časového vývoje ($p=4,87e-06$). Variabilita vysvětlená stářím celkového rozsahu byla 13,29 %. Na základě výsledků lokální regrese však bylo předpokládáno, že tato závislost není jednoduše lineární (graf č. 3). Dílčí analýzou pH ploch stáří 0-7 let bylo ukázáno, že v tomto časovém rozpětí dochází k rychlejšímu poklesu pH ($p=6,41e-06$) a vysvětlení 29,81 % variability pH. Druhá dílčí analýza zahrnující plochy stáří vyššího než 7 let ukázala, že v tomto intervalu už vztah pH půdy a věku společenstva není lineární ($p=0,396$) (tab č. 5)



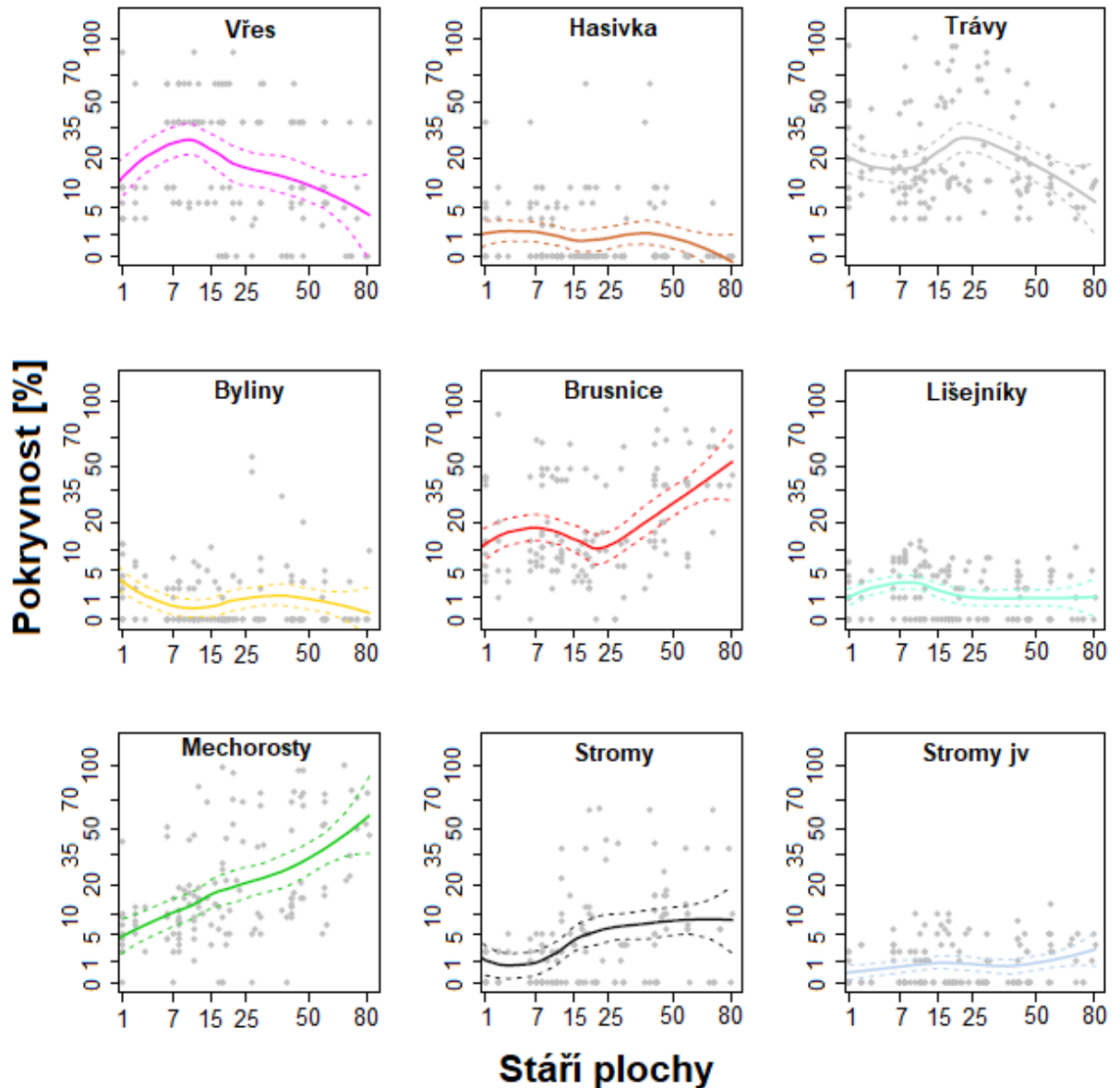
Graf č. 3: Vývoj pH půdy v závislosti na stáří vřesoviště po požáru. Pro konstrukci použita metoda lokální regrese, stáří i pokryvnost transformovány odmocninou. Přerušovaná linka = 2*střední chyba průměru. Kolečka představují datové body.

Tab č. 5: Výsledky lineární regrese závislosti pH půdy na stáří společenstva. Test byl proveden ve 3 variantách, zahrnující a) celkový rozsah věku ploch, b) stáří ploch do 7 let, c) stáří ploch nad 7 let. Pokles ph/stáří = odhad poklesu přímky lineární závislosti na jednotku stáří.

pH	Estimate	F-statistics	p-value	R ²
stáří plochy celkové	-0.047267	22.53 on 1 and 147 DF	4.87e-06***	13.29 %
stáří plochy <=7	-0.22278	24.64 on 1 and 58 DF	6.41e-06***	29.81 %
stáří plochy >7	-0.01283	0.7289 on 1 and 87 DF	0.396	0.83 %

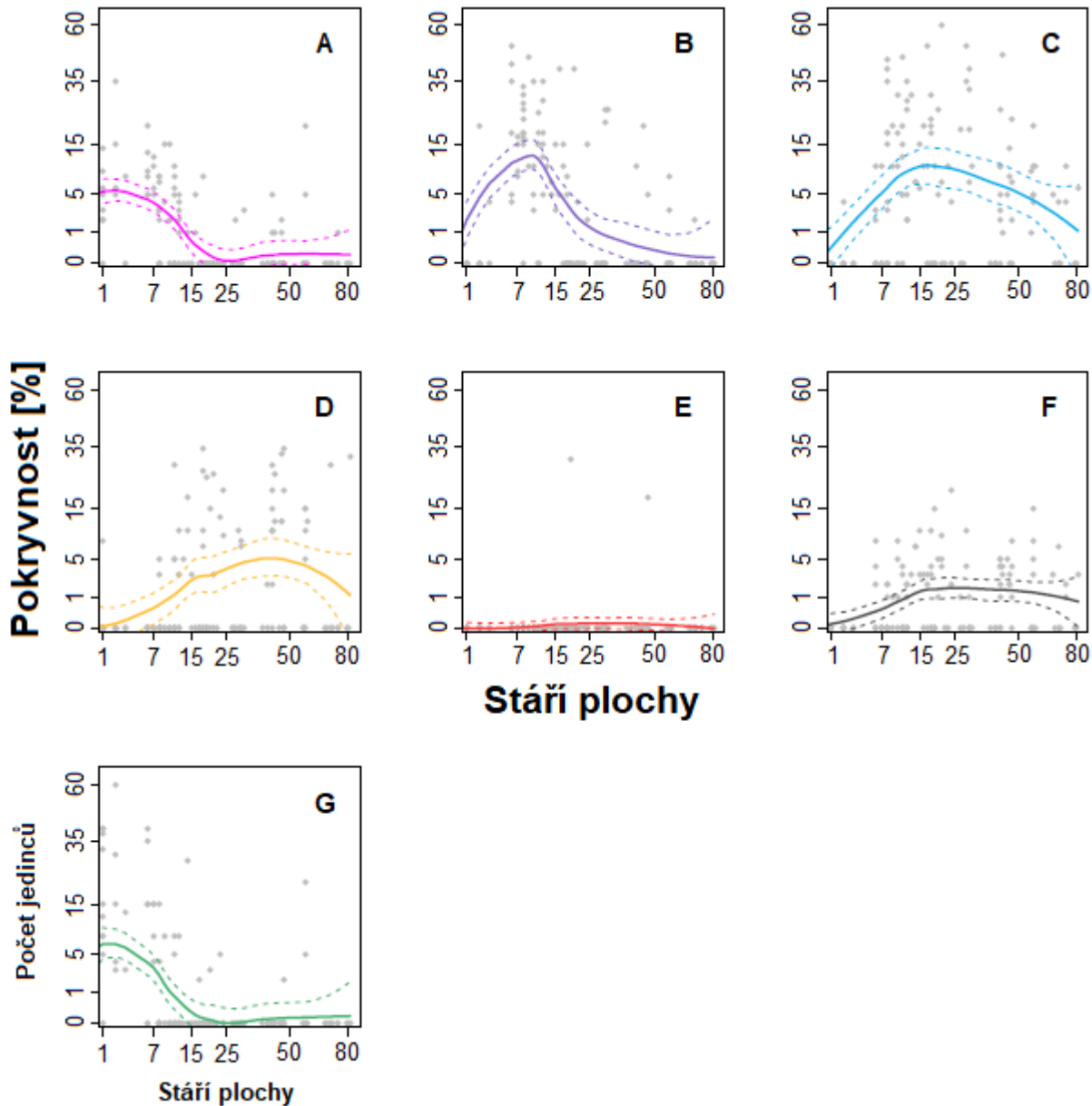
Bližší pohled na vývoj významných skupin druhů společenstva vřesoviště ukázal, že pokryvnost vřesu v čase od požáru stoupala. Přibližně do 7-15 let stáří vřesoviště dosáhla vrcholu a poté docházelo k postupnému poklesu pokryvnosti vřesu. Oproti tomu sepokryvnost trav v čase od požáru snižovala a zhruba kolem stáří 7 let začala opět stoupat, aby po ústupu vřesu dosáhla svého vrcholu. Zhruba od 25. roku znovu klesá. Pokryvnost hasivky jevila známky mírného kolísání kolem nízké pokryvnosti a na plochách vysokého stáří úplný ústup. Byliny dosahovaly největších pokryvností na nejmladších spáleništích. Vývoj pokryvnosti brusnic měl zpočátku podobný trend jako

v případě vřesu, avšak kolem 25. roku začalo docházet k jejímu nárůstu, který pokračoval až do nejstarších fází. Kolem 25. roku také docházelo k nárůstu stromového patra. Juvenilní dřeviny byly konstantně zastoupeny ve společenstvu ve velmi malých pokryvnostech, stejně tak tomu bylo u lišejníků. Pokryvnost mechorostů narůstala téměř lineárně se zvyšujícím se stářím vřesoviště (Graf č. 4).



Graf č. 4: Vývoj funkčních skupin rostlin v čase od poslední požárové události. Pro konstrukci použita metoda lokální regrese, stáří i pokryvnost transformovány odmocninou. Přerušovaná linka = 2*střední chyba průměru. Šedivé tečky znázorňují data.

Detailní pohled na vývoj sledovaných kategorií vřesu v čase od požáru ukázal, že na mladých vřesovištích se nejvíce vyskytoval vřes výšky do 30 cm, představující současně vegetativní obnovu vřesu po disturbancích, a vřes výšky do 60 cm. Na vřesovištích stáří 15-25 let docházelo k největšímu rozvoji vřesu výšky do 100 cm. Vřes nad 100 cm se vyskytoval na vřesovištích starších 30 let, výskyt nejvyšší výškové třídy byl ojedinělý.

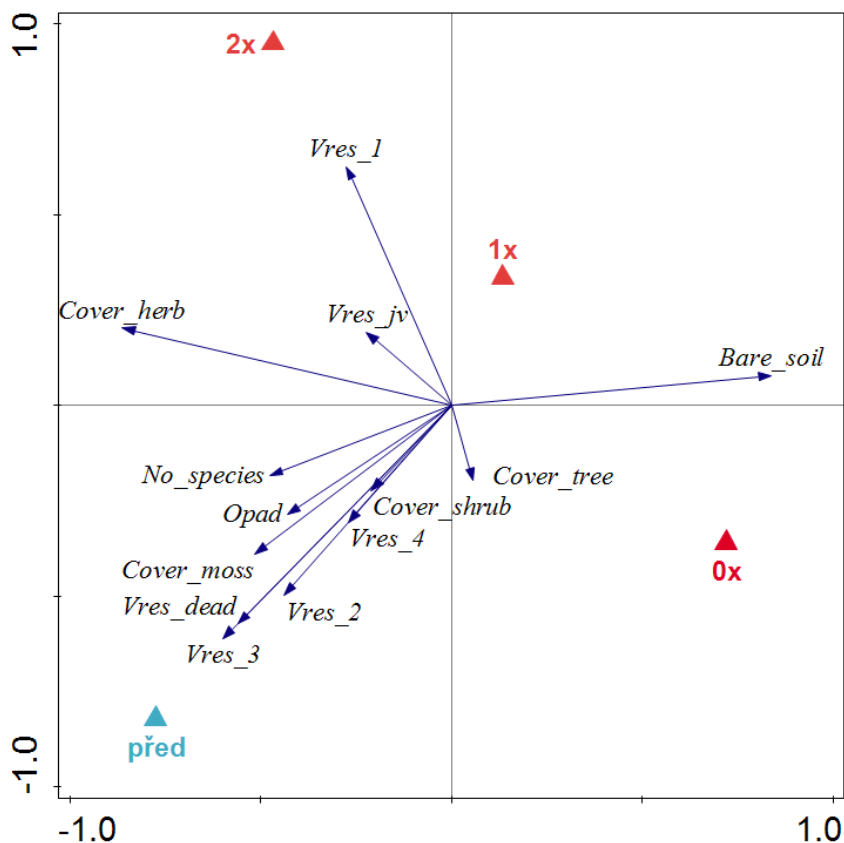


Graf č. 5: Vývoj kategorií vřesu v čase od poslední požárové události. (A) Vřes 1= výšková kategorie do 30 cm, (B) Vřes 2 = 30-60 cm, (C) Vřes 3 = 60-100 cm, (D) Vřes 4 = 100-150 cm, (E) Vřes 5 = nad 150 cm, (F) odumřelý vřes, (G) klíčící vřes. Stáří i vysvětlovaná proměnná po transformaci odmocninou. Pro konstrukci použita metoda lokální regrese, přerušovaná linka = $2 \cdot$ střední chyba průměru. Šedivé tečky znázorňují data.

U všech skupin docházelo dříve nebo později k ústupu, současně se zvyšováním pokryvnosti odumřelého porostu. Generativní obnova vřesu byla obecně nepřilíš vysoká, nejvyšších hodnot dosahovala na mladých spáleništích a mezi 15-25. rokem téměř ustupovala. Výskyt klíčících jedinců byl však ojediněle zaznamenán i na starších spáleništích (Graf č. 5).

3.1.2 Analýza trvalých ploch na recentních spáleništích

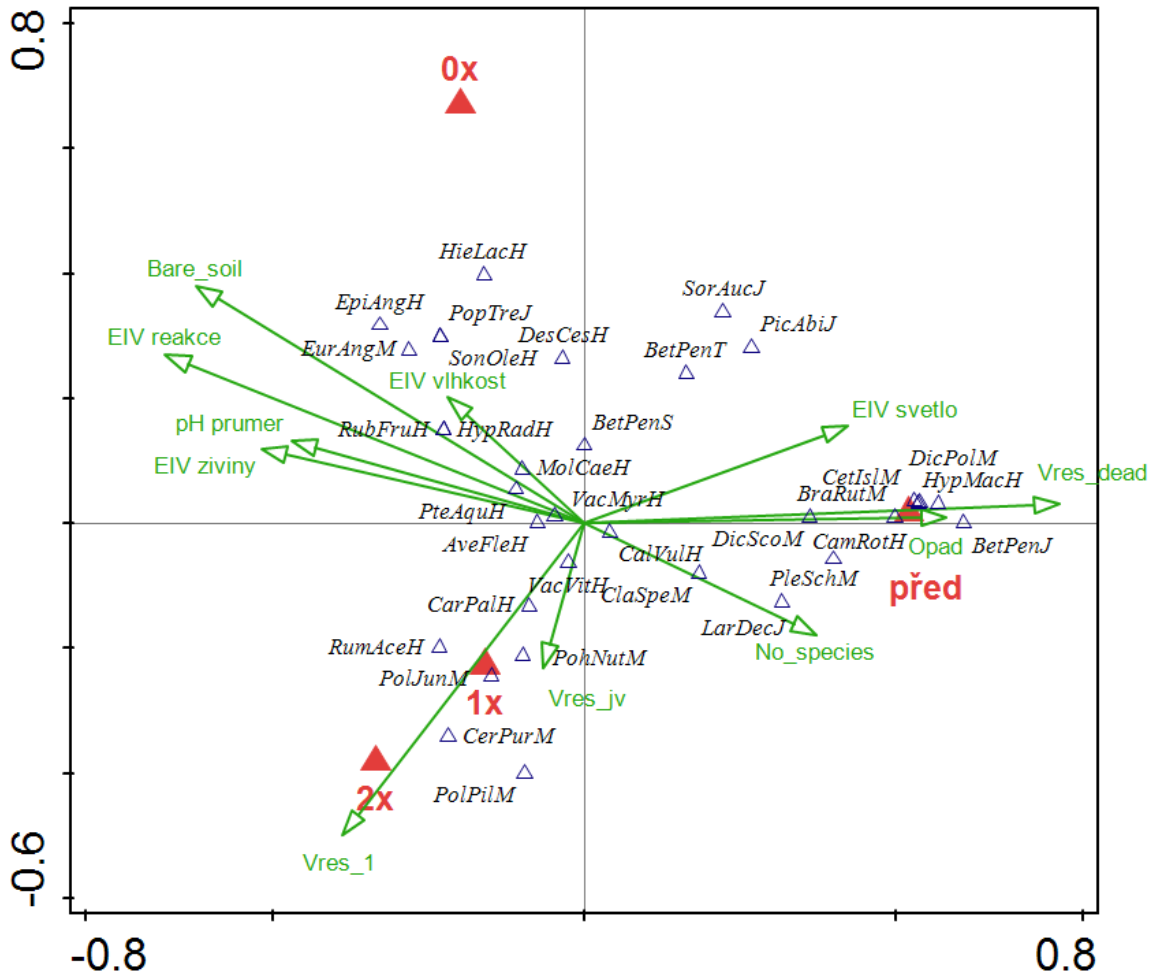
Analýza rozdílu složení environmentálních proměnných a kategorií vřesu mezi stavem společenstva vřesoviště před vypálením a v letech následujících po požáru ukázala, že na plochách postižených ohněm docházelo již v prvních dvou letech k vegetativní obnově vřesu (Vres_1) i výskytu klíčících jedinců, tzn. generativní obnově. Pokryvnost odhalené půdy byla spojena pouze s prvními dvěma roky sledování trvalých ploch – ve třetím roce již pokryvnost bylinného patra dosahovala srovnatelných hodnot se stavem před vypálením. Výskyt vyšších výškových tříd vřesu byl vázán na plochy před disturbancí požárem, stejně tak i pokryvnost odumřelého porostu vřesu. Stromové patro nebylo postiženo požárem v plném rozsahu. Na dvouletých stanovištích ještě nedocházelo k obnově mechového patra ani k nahromadění vrstvy opadu v míře srovnatelné se stavem před požárem. Nejvyšší počet druhů se na plochách nacházel před vypálením (Graf č. 6).



Graf č. 6: RDA kategorií vřesu a environmentálních faktorů vřesoviště před experimentálním požárem a v jednotlivých letech po něm. Vysvětlující faktor vysvětlil 79,7 % (pseudo-F=38,0, p=0,002). Vres_jv = počet klíčících semenáčků, Vres_1 = výšková kategorie do 30 cm, Vres_2 = 30-60 cm, Vres_3 = 60-100 cm, Vres_4 = 100-150 cm, Vres_5 = nad 150 cm, Vres_dead = odumřelý porost, Opad = tloušťka opadu.

Z výsledků analýzy druhového složení bylo zřejmé, že již v prvních letech po požáru dochází k jeho obnově. Druhy utvářející typický charakter vřesovišť, tzn. erikoidní keřiky *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* a *Vaccinium vitis-idaea* a acidofilní trávy, tzn. *Avenella flexuosa* a *Molinia caerulea*, atd., byly srovnatelně zastoupeny na plochách jak před požárem, tak po něm. V prvním roce se na plochách začínaly vyskytovat druhy popisované jako kolonizátoři disturbovaných lokalit (*Sonchus oleraceus*, *Rubus fruticosus*), i jako druhy osidlující spáleniště v případě *Epilobium angustifolium* (Broderick, 1990; Landhausser & Wein, 1993). Na shořelých plochách zůstaly zachovány některé druhy stromového patra a současně na nich docházelo i k obnově skrz klíčení juvenilních stadií. V prvním a druhém roce docházelo k výskytu dalších druhů bylinného patra, i nárůstu mechového patra. Velké množství mechorostů i lišejníků však bylo vázáno na stanoviště před požárem. Nejvyšší hodnoty EIV pro pH a

živiny byly spojené s mladým spáleništěm, nejvyšší hodnota EIV pro světlo se stavem před požárem. (Graf č. 7)

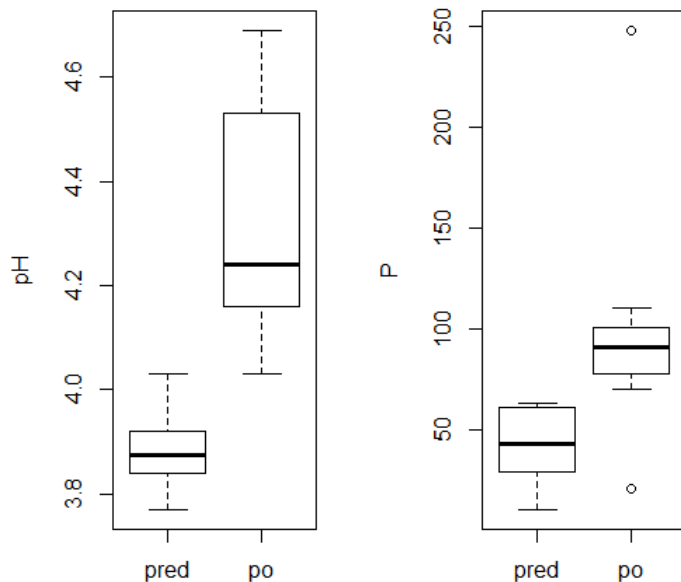


Graf č. 7: CCA změny druhového složení trvalých ploch mezi jednotlivými roky po experimentálním požáru a stavem před ním. Vysvětlující faktor vysvětluje 24 % variability (pseudo-F=2.8, p=0.002). Zobrazeno 30 druhů, zeleně promítnuty pasivní environmentální proměnné: pH prumer = měřené pH; Opad = tloušťka opadu; Ellenbergovy indikační hodnoty pro světlo, reakci, živiny a vlhkost; Vres_jv = počet klíčících semenáčků, Vres_1 = výšková kategorie vřesu do 30 cm, Vres_dead = pokryvnost odumřelého porostu.

3.1.3 Analýza půdních komponent

Porovnání půdních komponent před a po řízeném vypálení ukázaly, že nedošlo k signifikantní změně v obsahu N, C, K, Pb ani sulfátů. Signifikantní změna byla

identifikována pouze v případě pH (po požáru posun ve směru zásaditosti, $p=0,0005$) a obsahu výměnného fosforu (po požáru zvýšení, $p=0,0028$) (graf č. 8, tabulka č. 6).



Graf č. 8: Změna půdního pH a obsahu výměnného fosforu trvalých ploch způsobená experimentálním vypálením lokality. Obsah fosforu je udáván v mg/1000g.

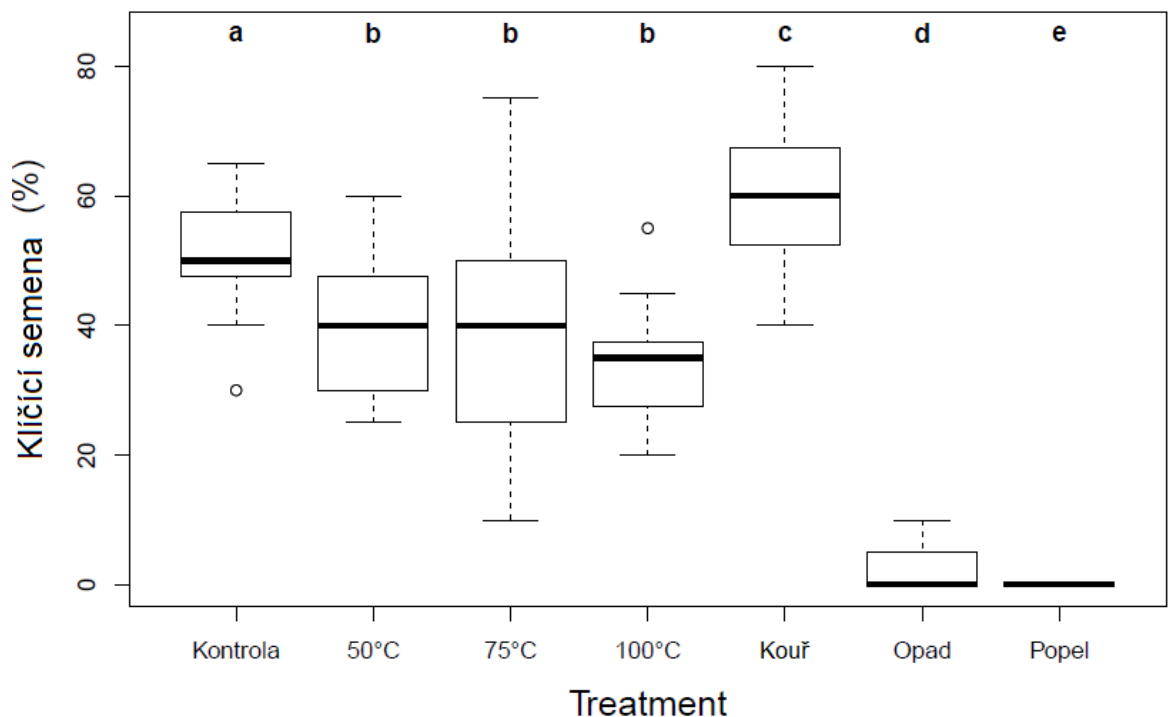
Tab. č. 6: Výsledky testů signifikance změn zastoupení jednotlivých půdních komponent před a po experimentálním požáru (Wilcoxonův dvouvýběrový párový test).

Wilcoxon rank sum test with continuity correction	
<i>proměnná</i>	<i>p-hodnota</i>
pH	0.0004802***
P	0.002756**
N	0.9648
C	0.9314
SO ₄ ²⁻	0.7962
K	0.9314
Pb	0.6665

3.2 Výsledky laboratorní části

3.2.1 Pilotní pokus

Výsledky pilotního pokusu ukázaly, že všechny testované typy treatmentů signifikantně ovlivnily klíčivost semen (graf č. 9). Zvýšená teplota, opad a popel měly na klíčivost semen signifikantně negativní efekt, naopak kouř způsobil signifikantní zvýšení klíčivosti. Statisticky významný rozdíl v testu teplotních variant nebyl detekován, i když byl pozorován mírný pokles klíčivosti se zvyšující se teplotou. Klíčení na opadu i popelu bylo oproti všem variantám experimentu významně potlačeno, přičemž nejnižších klíčivostí dosahoval test klíčení semen na popelu. Tento substrát, vytvořený v rámci experimentu, byl v dalších pokusech nahrazen substrátem sebraným na vřesovišti.



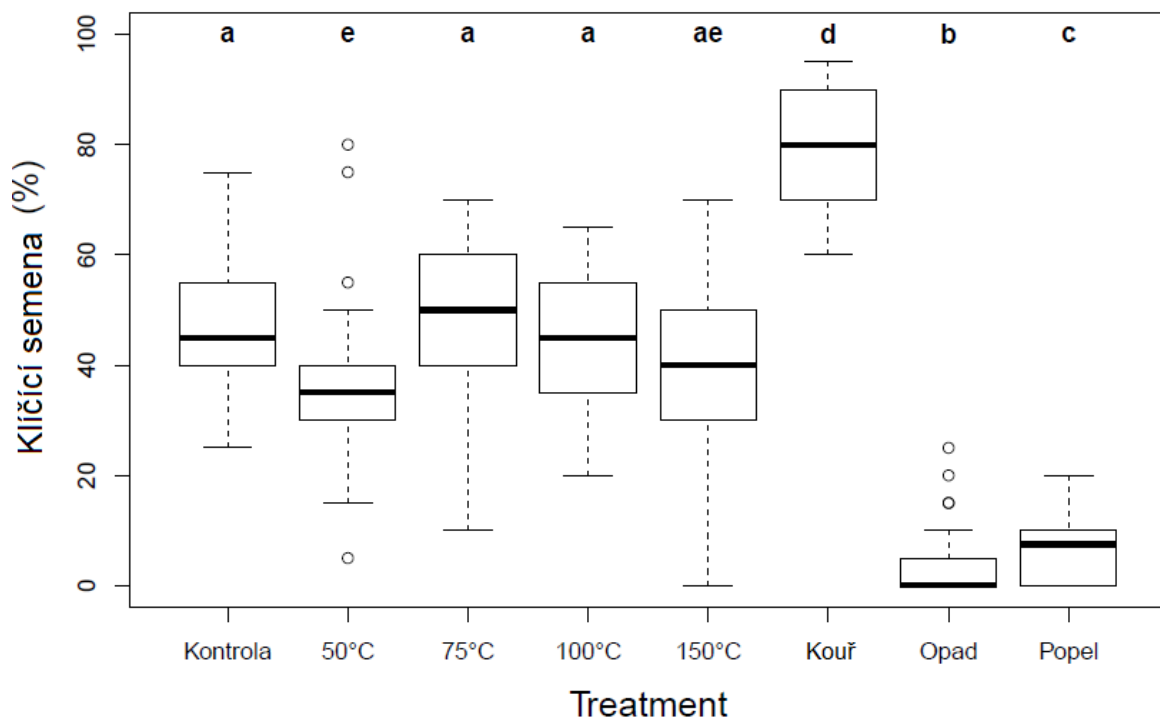
Graf č. 9: Výsledky Wilcoxonova testu pro párová porovnání efektů jednotlivých variant experimentu na klíčení semen s použitím Benjamini & Hochberg korekce. Odlišná písmenka nad boxploty = $p < 0.05$.

Tabulka č. 7: Číselné výsledky Wilcoxonova testu pro párová porovnání efektů jednotlivých variant experimentu s použitím Benjamini & Hochberg korekce. Hvězdičky značí signifikantní rozdíl mezi variantami experimentu (Pilotní pokus).

PILOT	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	100°C	50°C
Opad	5.3e-06***	-	-	-	-	-
Popel	2.8e-06***	0.01115*	-	-	-	-
Kouř	0.02287*	5.3e-06***	2.8e-06***	-	-	-
100 °C	0.00258**	5.3e-06***	2.8e-06***	4.4e-05***	-	-
50 °C	0.02287*	5.3e-06***	2.8e-06***	0.00029***	0.27445	-
75 °C	0.03670*	5.4e-06***	2.8e-06***	0.00103*	0.55597	0.81823

3.2.2 Pokus 1

V prvním pokusu měla zvýšená teplota signifikantně negativní efekt na klíčení semen jen ve variantě 50 °C. Další varianty se od kontrolního vzorku nelišily, v případě vystavená semen teplotě 75 °C bylo možné pozorovat dokonce malé, ovšem statisticky nevýznamné zvýšení klíčivosti, tento nárůst byl však signifikantní oproti variantě 50 °C. Klíčení opět lehce klesalo s narůstající teplotou, rozdíl ale nebyl signifikantní. Varianta s použitím teploty 150 °C se již signifikantně nelišila od varianty 50 °C. Kouř signifikantně podpořil klíčení semen. Opad i popel měly na klíčení semen nejsilnější negativní vliv, v tomto případě však semena na klíčila signifikantně více na popelu (graf č. 10).



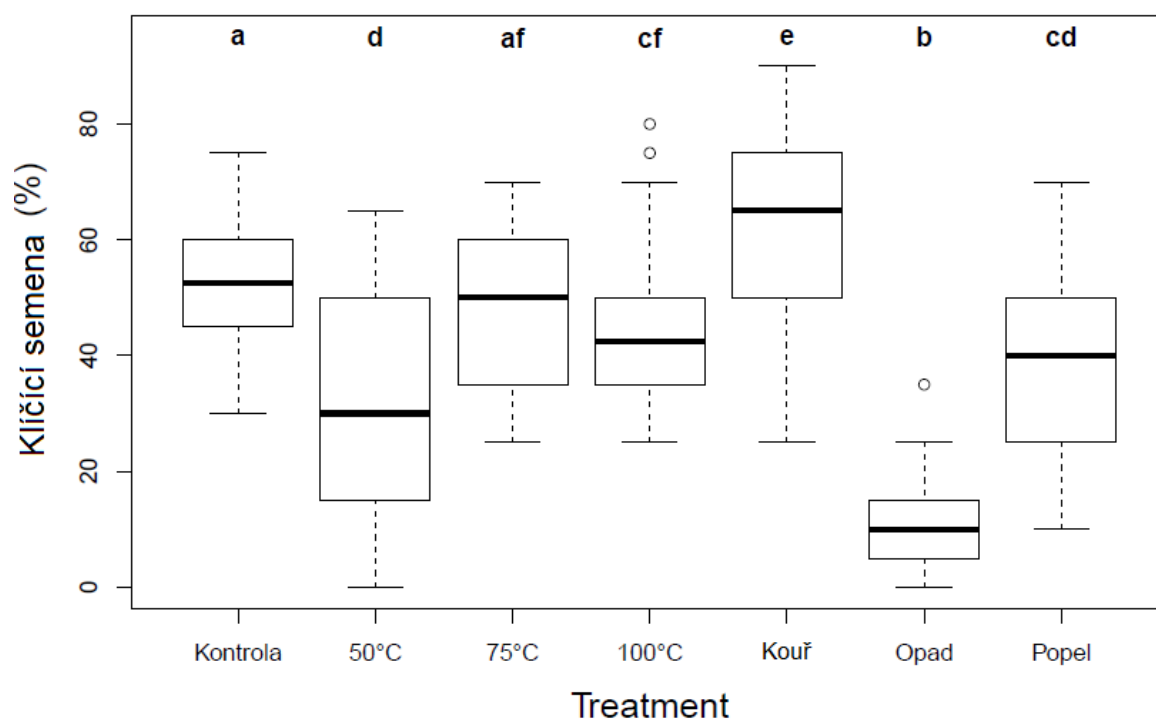
Graf č. 10: Výsledky Wilcoxonova testu pro párová porovnání efektů jednotlivých variant experimentu s použitím Benjamini & Hochberg korekce. Odlišná písmenka nad boxploty = $p < 0.05$ (Pokus 1).

Tabulka č. 8: Číselné výsledky Wilcoxonova testu pro párová porovnání efektů jednotlivých variant experimentu s použitím Benjamini & Hochberg korekce. Hvězdičky značí signifikantní rozdíl mezi variantami experimentu (Pokus 1).

PRVNÍ	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	100°C	150°C	50°C
Opad	1.1e-10***	-	-	-	-	-	-
Popel	1.1e-10***	0.0497 (*)	-	-	-	-	-
Kouř	3.6e-10***	1.1e-10***	1.1e-10***	-	-	-	-
100°C	0.6439	1.1e-10***	1.1e-10***	1.8e-10***	-	-	-
150°C	0.1436	5.1e-10***	6.4e-10***	5.1e-10***	0.3296	-	-
50°C	0.0017**	2.2e-10***	4.1e-10***	5.1e-10***	0.0186*	0.2729	-
75°C	0.6240	1.2e-10***	1.8e-10***	4.4e-10***	0.3706	0.1008	0.0017**

3.2.3 Pokus 2

Výsledky druhého pokusu ukázaly podobný efekt testovaných treatmentů na klíčení semen, jako tomu bylo v pokusu předchozím (graf č. 11). Varianta s použitím studeného kouře jako jediná způsobila signifikantní podpoření klíčení semen. Zvýšená teplota klíčení semen signifikantně snížila s výjimkou varianty 75 °C, která se statisticky významně nelišila od kontrolního testu. Ve variantách s použitím teplot 75 °C a 100 °C došlo k signifikantně vyššímu klíčení semen než u nejnižší teplotní varianty. Klíčení na opadu bylo významně potlačeno. Klíčení na popelu bylo tentokrát signifikantně vyšší než na opadu, dokonce dosahovalo srovnatelných hodnot s teplotními treatmenty 50 °C a 100 °C.



Graf č. 11: Výsledky Wilcoxonova testu pro párová porovnání efektů jednotlivých variant experimentu s použitím Benjamini & Hochberg korekce. Odlišná písmenka nad boxploty = $p < 0.05$ (Pokus 2).

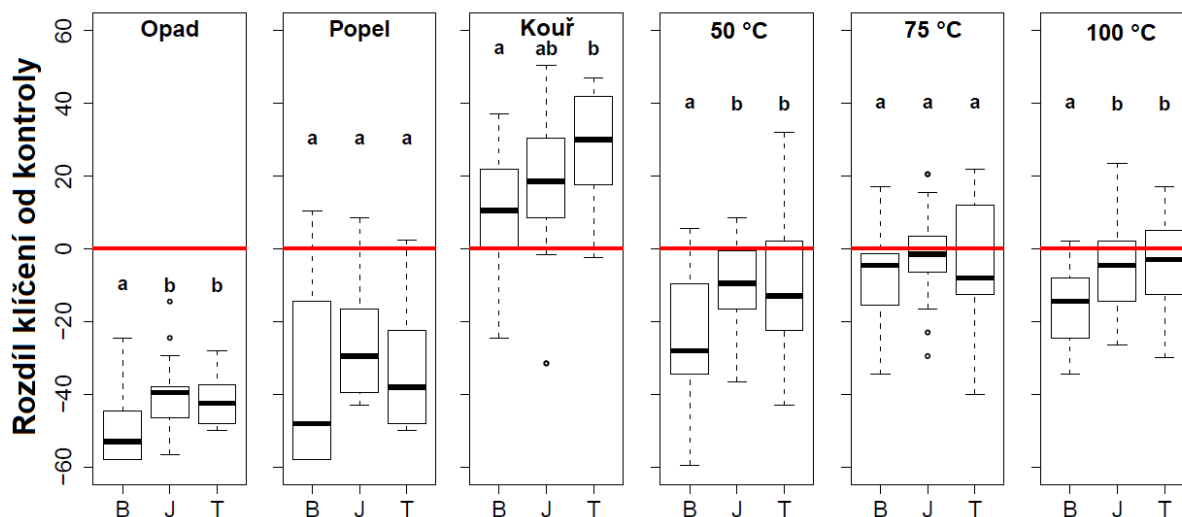
Tabulka č. 9: Číselné výsledky Wilcoxonova testu pro párová porovnání efektů jednotlivých variant experimentu s použitím Benjamini & Hochberg korekce. Hvězdičky značí signifikantní rozdíl mezi variantami experimentu (Pokus 2).

DRUHÝ	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	100°C	50°C
Opad	4.8e-10***	-	-	-	-	-
Popel	0.00108**	1.3e-08***	-	-	-	-
Kouř	0.01541*	4.8e-10***	2.1e-05***	-	-	-
100 °C	0.00952**	6.6e-10***	0.24809	0.00024***	-	-
50 °C	6.3e-05***	3.6e-05***	0.12813	1.5e-06***	0.01348*	-
75 °C	0.31094	9.7e-10***	0.02335*	0.00193**	0.16805	0.00124**

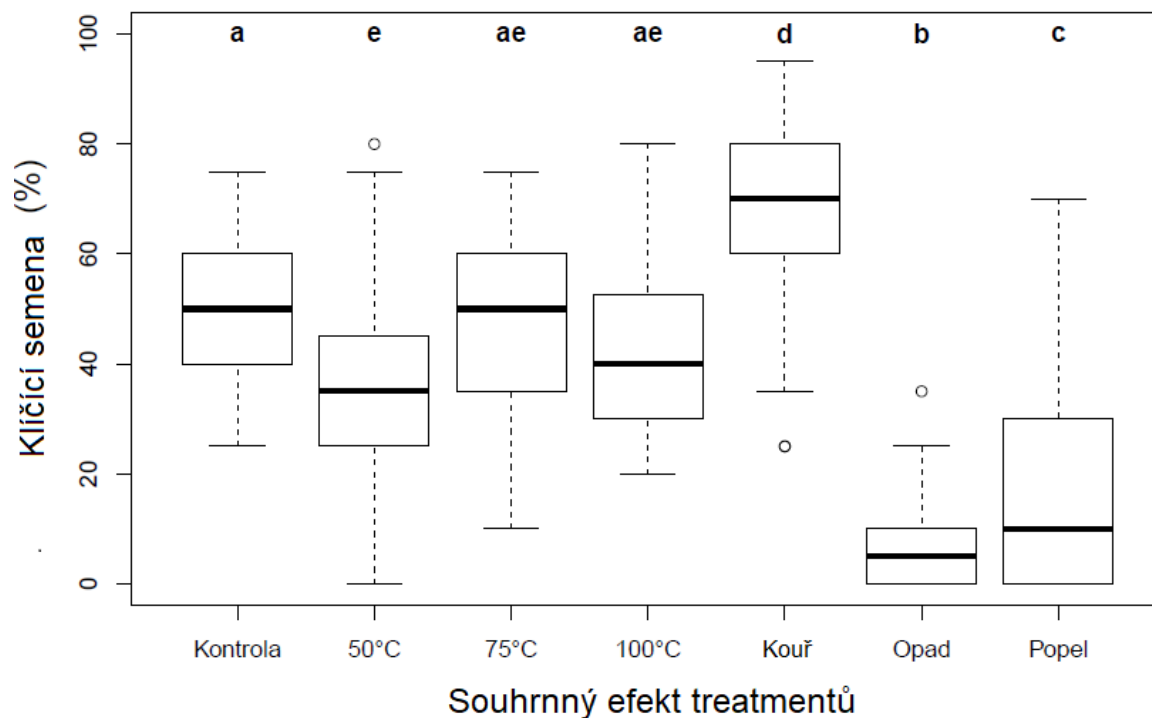
3.2.4 Souhrnný efekt testovaných treatmentů

Samostatná analýza rozdílů celkového efektu testovaných treatmentů na klíčení semen z jednotlivých lokalit (Brda, Jordán, Tok) ukázala, že opad a zvýšená teplota 50 °C a 100 °C mají více negativní dopad na klíčení semen z lokality Brda. Signifikantně nižší klíčivosti tato semena dosahují také oproti lokalitě Tok v případě aplikace studeného kouře. Statisticky významný rozdíl nebyl detekován ve variantě klíčení na popelu a zvýšené teploty 75 °C. Rozdíl efektu na klíčení semen z lokalit Jordán a Tok nebyl signifikantní v žádné z variant (graf č. 12).

Souhrnná analýza po odfiltrování těchto rozdílů ukázala, že celkový efekt zvýšené teploty na klíčení semen byl negativní, ovšem pouze v případě varianty s použitím teploty 50 °C byl tento statisticky významný. I v tomto testu však střední klíčivosti setrvala na 36 %. Statisticky významný rozdíl mezi variantami teplotního testu nebyl detekován, přestože varianty s použitím 75 °C a 100 °C dosahovaly o něco vyšších klíčivostí. Kouř měl na klíčení semen signifikantně pozitivní efekt a střední hodnotu klíčivosti zvyšoval o 18 %. Klíčení semen na opadu bylo signifikantně nižší oproti všem ostatním variantám experimentu. Rozdíl středních hodnot klíčení mezi klíčením na opadu a popelu byl 10 % (viz Výstup lineárního modelu se smíšenými efekty, níže, a graf č. 13).



Graf č. 12: Porovnání celkové odpovědi semen vřesu mezi dopadovými plochami (Brda, Jordán, Tok) na podmínky požáru a různé substráty. $p < 0.05$ = signifikantní rozdíl mezi skupinami je značen odlišným písmenem. Odpověď je vyjádřena jako rozdíl od průměrné klíčivosti kontroly za účelem odfiltrování rozdílné klíčivosti kontrol skupin (vyšší celková klíčivosti semen z lokality Brda oproti ostatním; Brda-Jordán: $p=0.0077$, Brda-Tok: $p=0.0032$).



Graf č. 13: Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty pro porovnání efektu jednotlivých variant experimentů. Odlišná písmenka nad boxploty = $p < 0.05$. Graf nezohledňuje rozdílnost klíčivosti kontrolních testů lokalit.

Tabulka č. 10: Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty, rozdíly mezi testovanými treatmenty po odfiltrování faktorů s náhodnými efekty (identita pokusu a lokality). Hvězdičky značí signifikantní rozdíl mezi variantami experimentů.

OBECNÝ EFEKT	Kontrola	Opad	Popel	Kouř	100 °C	50 °C
Opad	7.11e-13***	-	-	-	-	-
Popel	1.39e-09***	0.0328*	-	-	-	-
Kouř	0.000269***	<2e-16***	2.62e-15***	-	-	-
100 °C	0.065956	4.56e-10***	1.08e-06***	4.70e-07***	-	-
50 °C	0.003427**	3.17e-08***	6.42e-05***	6.76e-09***	0.237	-
75 °C	0.282617	2.85e-11***	6.63e-08***	7.49e-06***	0.432	0.05242

Linear mixed model fit by REML. t-tests use Satterthwaite's method [
 merModLmerTest']
 Formula: proc_35 ~ treatment + (1 | blok/treatment)
 Data: dohro2

REML criterion at convergence: 4111.5

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-3.3687	-0.5571	-0.0152	0.5682	3.1520

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
treatment:blok	(Intercept)	76.49	8.746
blok	(Intercept)	21.91	4.681
Residual		132.29	11.502

Number of obs: 522, groups: treatment:blok, 63; blok, 9

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)
(Intercept)	49.850	3.585	46.203	13.905	< 2e-16 ***
treatmentO	-44.053	4.564	48.529	-9.652	7.11e-13 ***
treatmentP	-34.024	4.564	48.529	-7.455	1.39e-09 ***
treatmentS	17.937	4.564	48.529	3.930	0.000269 ***
treatmentT100	-8.586	4.564	48.529	-1.881	0.065956 .
treatmentT50	-14.051	4.566	48.626	-3.077	0.003427 **
treatmentT75	-4.964	4.569	48.741	-1.086	0.282617

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

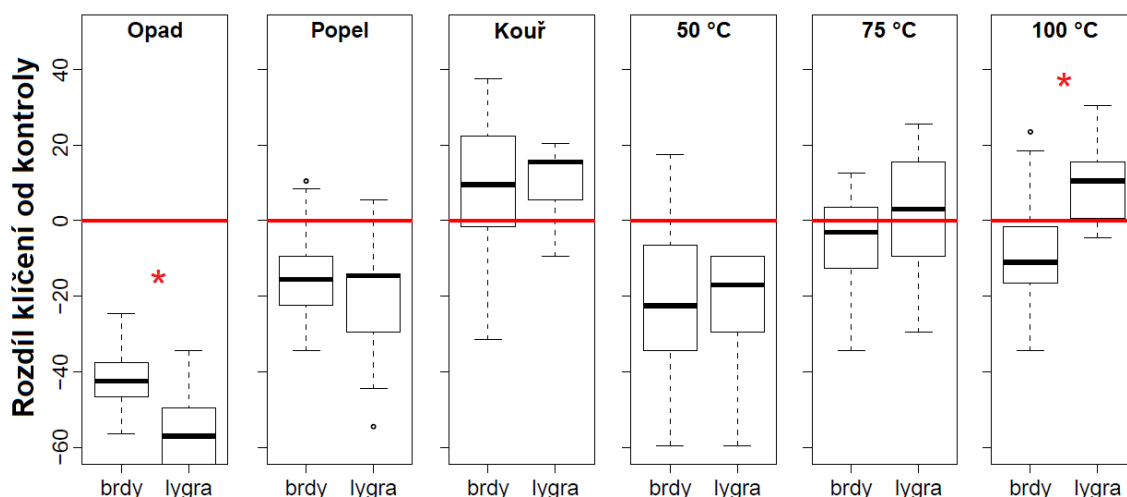
Correlation of Fixed Effects:

	(Intr)	trtmnO	trtmnP	trtmnS	trT100	trtT50
treatmentO	-0.637					
treatmentP	-0.637	0.500				
treatmentS	-0.637	0.500	0.500			
treatmentT100	-0.637	0.500	0.500	0.500		
treatmentT50	-0.636	0.500	0.500	0.500	0.500	
treatmentT75	-0.636	0.499	0.499	0.499	0.499	0.499

Výstup lineárního modelu se smíšenými efekty. Tabulka zobrazuje souhrnný efekt treatmentů (pevné efekty = fixed effects) na klíčivost semen oproti kontrolnímu testu: treatmentO = Opad, treatmentP = popel, treatmentS = Kouř, treatmentT100 = 100 °C, treatmentT50 = 50 °C, treatmentT75 = 75 °C. Pevné efekty model očišťuje od vlivu náhodných proměnných (random effects): bloku (identita lokality a pokusu) a interakce bloku a treatmentů. Variabilita vysvětlená pevnými efekty je 62,0 %, variabilita vysvětlená náhodnými efekty je 16,2 %.

3.2.5 Porovnání odpovědi semen z dopadových ploch v CHKO Brdy a z ostrova Lygra (Norsko)

Analýza odlišnosti klíčení v reakci na variantu provedených experimentů mezi semeny z Brd a norského ostrova Lygra ukázala, že statisticky významný rozdíl v reakci na přímé produkty hoření, tzn. kouř a popel, mezi vřesem z těchto lokalit není. Rozdíl v odpovědi na teplotní varianty 50 °C a 75 °C také nebyl detekován. Odlišná odpověď byla signifikantní u varianty klíčení semen na opadu, kde byla klíčivost semen z Lygry nižší, a v případě teplotní varianty s použitím 100 °C, kde byla klíčivost semen z Lygry naopak vyšší, navíc i se zvýšením oproti své kontrole, které však nebylo signifikantní ($p=0.06756$) (graf č. 14).



Graf č. 14: Výsledky porovnání odpovědi semen vřesu z Brd a norské Lygry na podmínky požáru a různé substráty pomocí Wilcoxonova testu pro párová porovnání s použitím BH korekce. $p < 0.05$ = signifikantní rozdíl mezi skupinami je značen hvězdičkou. Odpověď je vyjádřena jako rozdíl od průměrné klíčivosti kontroly za účelem odfiltrování rozdílné klíčivosti kontrol skupin (vyšší klíčivost semen z lokality Lygra, $p=0.0028$).

Tabulka č. 11: Porovnání odpovědi semen vřesu z Brd a norské Lygry na podmínky požáru a různé substráty. $p < 0.05$ = signifikantní rozdíl.

treatment	Opad	Popel	Kouř	50 °C	75 °C	100 °C
lokalita	brdy	brdy	brdy	brdy	brdy	brdy
lygra	0.0028**	0.5	0.98	0.92	0.25	0.00087***

4 Diskuse

1) Jak se vyvíjí vegetace vřesoviště a charakteristiky vřesu z oblastí dopadových ploch v CHKO Brdy v čase od narušení biotopu požárem?

Ze získaných výsledků vyplývá, že stáří brdských vřesovišť je významným faktorem udávajícím jejich charakter, strukturu a fungování. Během vývoje vřesovišť nedochází k zásadním proměnám druhového složení ve společenstvu, klíčové změny se však odehrávají na úrovni funkčních skupin rostlin a charakteristik prostředí. Taktéž dochází ke změnám struktury porostů dominantního vřesu obecného a jeho schopnosti generativní i vegetativní obnovy.

Celková dynamika systému odpovídá popisům zahraničních společenstev. Základem porostu jsou typické druhy bylinného (erikoidní keříčky – *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, acidofilní trávy – *Avenella flexuosa*, *Nardus stricta*, či *Pteridium aquilinum*) a mechového (*Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Cladonia spp.*) patra vřesovišť, jejichž přítomnost se s vývojem v čase neměnila. Na mladších stanovištích bylo možné pozorovat vyšší počet druhů, odpovídající zvýšenému výskytu bylin a trav na raných spáleništích (*Danthonia decumbens*, *Veronica officinalis*, *Sonchus oleraceus*, *Rubus fruticosus agg.*), který je umožněn pozdějším nástupem klíčení a architekturou mladého vývojového stadia dominantních erikoidních keříků. Druhy osidlující mladá stanoviště měly vyšší EIV pro světlo, teplotu a reakci. Tyto vlastnosti souvisí s otevřeností prostoru a zvýšením hodnoty pH následkem vypálení. V pozdějších fázích vývoje vřesoviště dochází k zapojení porostu vřesu, jež vede ke snížení propustnosti světla do podrostu a úbytku trav i bylin, částečně i potlačení brusnic. Nejvyšších pokryvností vřes dosahoval na stanovištích stáří 7-15 let, což je přibližně věk odpovídající tzn. budující fázi, která je charakterizována právě maximálním rozvojem (popsáno Gimminghamem, 1960). Poté, v souladu se zahraničními poznatky, dochází opět k rozvolnění porostu vřesu a pozvolnému ústupu této dominanty ve prospěch navracejících se druhů trav a některých bylin, brusnic a náletových dřevin, které se postupně šíří do biotopu. Na vývojově pokročilých

vřesovištích dochází k rozvoji stromového patra s druhově chudým podrostem tvořeným převážně brusnicemi a vyvinutým mechovým patrem.

Z výsledků je dále patrné, že velmi významný podíl na utváření mozaikovitého charakteru dopadových ploch v CHKO Brdy má vedle koexistence plošek s vegetací různého stáří, také rozdílnost vlhkostních poměrů často blízce přiléhajících stanovišť. Gradient vlhkosti zde vytváří paletu kontinuálně přecházejících biotopů od velmi suchých vřesovišť s významným podílem lišejníků, po rašeliniště hostící vlhkomilné druhy jako je *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum* nebo *Juncus effusus*.

Výsledky analýzy vývoje měřeného půdního pH v čase ukázaly, že nejvyšších hodnot dosahuje na nejmladších spáleništích. Zvýšení pH je způsobeno denaturací organických kyselin za vysokých teplot požáru a přítomností alkalických kationtů (Ca, Mg, K, Na) (Certini, 2005). Jak ukazují výsledky analýzy vývoje pH měřeného na vřesovištích, tato změna má pouze dočasný charakter a v průběhu několika následujících let hodnota pH lineárně klesá. Na plochách starších 7 let již vývoj pH lineární nebyl, nýbrž docházelo k jeho výkyvům. Pravděpodobným zdůvodněním je efekt plného rozvoje společenstva vřesoviště a později se vyvíjející lesní vegetace (Mitchell et al., 1997).

Detailní pohled na vývoj sledovaných kategorií vřesu ukázal, že ke klíčení semenáčků vřesu docházelo nejvíce na mladých spáleništích, pravděpodobně díky odhalení minerálního povrchu (Sedláková & Chytrý, 1999). Postupně se výskyt juvenilních jedinců vřesů snižoval a kolem 15. roku semenáčky téměř vymizely. Vysvětlením pro snížení klíčení semen na starších plochách může být pomalu se rozkládající opad, k jehož hromadění na vřesovištích dochází a může chemismem i mechanicky klíčení vřesu inhibovat (Jalal & Read, 1983), případně nedostatek světelného záření prostupujícího vegetací (Iason & Hester, 1993). Vývoj výškové kategorie vřesu do 30 cm, která zahrnovala i jeho vegetativní regeneraci, měl podobný průběh. V tomto případě je snížení schopnosti obnovy pravděpodobně zapříčiněno mechanickou bariérou dřeva, které u starších porostů vřesu přerůstá obnovovací pupeny (Mohamed & Gimingham, 1970).

Jak naznačuje přítomnost odumřelých částí porostu vřesu na stanovištích starších vřesovišť, při ponechání bez ekosystémových disturbancí populace vřesu stárne, ztrácí konkurenceschopnost a dochází k jejímu ústupu. Nicméně i na vřesovištích ve velmi

pokročilé fázi se ojediněle nachází nejnižší výšková kategorie i klíčící vřes, což svědčí o jisté schopnosti regenerace i takto starých společenstev.

Sledování trvalých ploch na recentních spáleništích ukázalo, že již v prvních dvou letech po požáru dochází k obnově pokryvnosti bylinného patra a k vegetativní i generativní regeneraci vřesu obecného. Z výsledků je patrný heterogenní charakter požárové disturbance – s plochami nulového stáří byla v analýze environmentálních faktorů do určité míry asociována pokryvnost stromového patra, indikující, že vegetace nebyla vypálením postižena jako celek, ale některé její elementy zůstaly disturbance uchráněny. Během prvních let vývoje na spáleništi nedošlo k dosažení původního počtu druhů, ovšem pravděpodobnou příčinou je pomalejší obnova mechového patra, které bylo před požárem bohatě vyvinuto (*Dicranum sp.*, *Campylopus introflexus*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Pohlia nutans* atd., lišejníky). Na druhou stranu se totiž plochy po požáru ukázaly jako příhodné stanoviště pro osídlení bylinnými druhy, které se na lokalitě předtím nevyskytovaly (*Epilobium angustifolium*, *Hieracium lachenali*, *Sonchus oleraceus*) a pro semenáčky některých dřevin (*Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*).

Na vyvíjejícím se spáleništi se vyskytovaly druhy rostlin s vysokými EIV pro reakci a živiny, což indikuje, že nárůst pH a související zvýšená dostupnost živin po požáru umožnil osidlovat vřesoviště i druhům s vyššími ekologickými nároky. Zvýšení fosforu následkem vypálení vegetace je dáno změnou fosforu vázaného v organickém materiálu v orthofosfát procesem mineralizace. V této formě je fosfor přístupný rostlinám (Certini, 2005). Vzhledem k tomu, že vřes obecný je právě fosforem limitován (Roem *et al.*, 2002), zvýšený obsah fosforu v půdě může být jedním z faktorů podporující jeho obnovu na požáry zasažených lokalitách.

Z analýzy EIV druhů trvalých ploch dále vyplynulo, že rostliny s vyššími hodnotami EIV pro světlo se vyskytovaly na lokalitě před jejím vypálením. Tento výsledek je pravděpodobně důsledek toho, že při požáru došlo k odstranění vřesu, jehož EIV pro světlo je velmi vysoká (8 – Pladias.cz), společně s použitím EIV vážených pokryvností druhů ve snímcích.

2) Jak je schopnost klíčení semen vřesu z dopadových ploch ovlivněna různými typy substrátů? Je stimulována produkty hoření (kouř, zvýšená teplota, popel)?

Souhrnným výsledkem experimentální části této práce byla identifikace odpovědi semen vřesu z dopadových ploch v CHKO Brdy na podmínky požáru a různé typy substrátů odděleně. Zvažovaným výstupem vyplývajícím ze sběru semen zvlášť na každé z dopadových ploch Brda, Jordán a Tok bylo zachycení potenciálně odlišné odpovědi těchto lokalit na testované podmínky, avšak později byla tato možnost opuštěna z důvodu, že zvolený způsob sběru semen by celkové rozdíly pravděpodobně nereprezentoval. Semena byla totiž sbírána na každé z lokalit na jednom vybraném spáleništi srovnatelného stáří a podobného stadia vývoje. Rozdíly v odpovědi semen pak představovaly spíše rozdíl v odpovědi konkrétních porostů, nikoli celých dopadových ploch, pro který by bylo potřeba sběr semen provést na celé jejich ploše (Velle et al., 2012).

Výsledky dílčích pokusů ukázaly podobný trend v odpovědi semen na jednotlivé testované treatmenty. Ve většině testů reakce na zvýšené teploty docházelo k snížení klíčení semen, avšak tento efekt nebyl v části variant signifikantní, případně pokud byl, semena si stále zachovávala vysoké procento klíčivosti. Tyto výsledky indikují, že jsou semena značně tolerantní vůči vysokým teplotám, a to i v případě varianty s vystavením semen teplotě 150 °C po dobu 5 minut. Zároveň bylo možné pozorovat zajímavý vývoj v odpovědi semen na zvyšující se teplotní varianty. Teplota 50 °C ve všech pokusech způsobila signifikantní snížení semen oproti kontrolnímu testu, semena vystavená teplotě 75 °C klíčila oproti předchozí teplotě více (ve dvou ze tří případů byl tento rozdíl signifikantní). S dalším zvýšením teplot docházelo opět ke snižování klíčivosti. Naskýtá se vysvětlení, že u semen vřesu probíhá stimulace klíčení zvýšenou teplotou, avšak až při dosažení určité hodnoty. V našich pokusech tak teplota 75 °C mohla představovat činitel, který částečně způsoboval mortalitu semen, avšak jen v takové míře, jež byla zároveň kompenzována pozitivním efektem na klíčení zbývajících vzorků. Výsledky měření průběhu teplot při experimentálním vypálení DP Jordán ukázaly, že v hloubce 2,5-5 cm pod povrchem půdy dosahuje teplota hodnot nižších (nejvíce přibližně 55 °C), je proto otázkou, zda může k teplotní stimulaci klíčení semen v reálné situaci brdských vřesovišť docházet. Na půdním povrchu teplota naměřená jednotlivými čidly totiž nabývala velmi variabilních hodnot – od 100 °C po

700 °C. Možným zdůvodněním těchto extrémních výsledků však mohlo být umístění čidel do blízkosti výbušnin, pomocí kterých byl experimentální požár zažehnut.

Varianta s klíčením semen na popelu v pilotním pokusu pravděpodobně obsahovala metodickou chybu, která měla za následek nulovou klíčivost celého testu. Možným vysvětlením bylo to, že námi připravený popel měl z důvodu vysokého zastoupení alkalických iontů příliš zásaditý charakter, který na acidofilní vřes působil toxicky (Gimingham, 1960; Thomas & Wein, 1990). Tento předpoklad byl zpětně zkoumán změřením průměrného pH popelu využitého pro experiment: 8,75.

Výsledky zvoleného souhrnného modelu odpovědi semen na jednotlivé podmínky ukázaly, že studený kouř způsobuje signifikantní podpoření klíčení semen z dopadových ploch. Těchto výsledků bylo dosaženo navzdory lehce nestandardním podmínkám provedení aplikace studeného kouře, avšak lze předpokládat, že efekt kouře v našich experimentech odpovídá skutečné situaci vřesovišť, díky využití lokálního rostlinného materiálu jako paliva a srovnatelným výsledkům podobných experimentů zahraničních studií (Thomas & Davies, 2002; Bargmann et al., 2014).

Souhrnný model dále ukázal, že klíčení na sebrané povrchové vrstvě opadu dochází ke klíčení semen signifikantně méně než na sebraném substrátu spáleniště (v pokusech označován jako „popel“). Důvodem nízké klíčivosti na opadu mohly být produkty jeho rozkladu, tzn. huminové kyseliny a fenolické sloučeniny (Hille & Ouden, 2005). Tento výsledek naznačuje, že požár nemusí na semennou banku vřesu působit stimulačně sám o sobě, nýbrž také pozměněním podmínek prostředí, které pro její klíčení nejsou příhodné. Pohlcením opadu také dochází k odstranění fyzické bariéry mezi drobnými semenáčky a sluneční radiací, která může bránit úspěšnému generativnímu rozmnožování vřesu. Substrát ze spáleniště tvořila směs ne zcela spáleného opadu, popela a malých uhlíků. Díky tomuto složení byl pravděpodobně snížen negativní efekt rozkládajícího se rostlinného materiálu, a zároveň navýšena hodnota pH a s ní související dostupnost živin. Navíc mohly být v popelu stále přítomny chemické látky, jež jsou stimulujícím činitelem klíčení i v kouři a které mohly způsobit další navýšení klíčivosti semen (Ghebrehivot et al., 2011). Klíčení na obou typech substrátů probíhalo signifikantně méně v porovnání s klíčením kontrolního testu na filtračním papíře, ve kterém byl efekt produktů rozkladu opadu zcela nepřítomen.

Vývoj odpovědi semen na zvyšující se varianty teplotních treatmentů v souhrnném modelu odpovídal výše popsanému vývoji dílčích pokusů, ale jednotlivé varianty se mezi sebou nelišily signifikantně.

Porovnání odpovědi semen vřesu z Brd a norské Lygry přineslo několik zajímavých výsledků. Přestože historie tradičního využívání norské lokality trvá minimálně několik tisíc let a historie vřesovišť na dopadových plochách přibližně devadesát, signifikantní rozdíl v odpovědi vřesu mezi lokalitami byl zaznamenán pouze v případě klíčení semen na opadu, kde klíčení semen z Brd nebylo potlačeno v takové míře jako klíčení semen z Lygry, a v případě vystavení semen teplotě 100 °C, ve kterém semena z Lygry klíčila oproti semenům z Brd lépe, navíc byla jejich odpověď spíše pozitivní a odpověď semen z Brd spíše negativní. Možnou interpretací je, že řízené vypalování, kterému bylo norské vřesoviště tradičně vystavováno, mělo za cíl vedle odstranění stárnoucí vegetace odhalení minerální půdy, ideální pro generativní obnovu vřesu i pro pastvu zvířat nutričně zajímavějších trav a bylin. Proto byl oheň při zásazích udržován v takových intenzitách, které mu dovozovaly pohlit dostatek rostlinného materiálu a semena vřesu byla vystavována teplotám vyšších hodnot. Dalším důvodem by také mohlo být sklizení drnů či vrstev rašeliníku, které by jinak semena vřesu od vyšších teplot izolovaly (Webb, 1998). Oproti tomu nekoordinované požáry na dopadových plochách, které byly nejčastěji hašeny až v oblasti protipožárních pásů, pokud nedošlo k jejich samovolnému uhašení, mohly postupovat vegetací rychle a bez významného ovlivnění hlubších vrstev půdy, či dokonce půdního povrchu. Tak mohla být semena vřesu, uložená v semenné bance v hloubce 3-5 cm (Maren & Vandvik, 2009), kontaktu s vysokými teplotami ušetřena.

Na druhou stranu je však možné, že bez vyřezávání vřesu, který byl součástí tradičního hospodářského využívání vřesovišť a mimo jiné reguloval riziko nevladatelných požárů, mohlo na dopadových plochách docházet k hromadění odumřelého rostlinného materiálu, který by mohl být příčinou rozvoje požárů o vysokých intenzitách. K zahoření dopadových ploch v CHKO Brdy však docházelo poměrně často a možná byl interval mezi požáry dostatečně krátký, aby tento stav nenastával.

Nižší klíčivost semen z Lygry na opadu pak mohla být odůvodněna jeho menším hromaděním v tamním biotopu. Dalším možným vysvětlením je, že opad sebraný na dopadových není pro semena z Norska vlastní a složení fenolických látek uvolňovaných při jeho rozkladu, jejichž fytoxicita i fungitoxicitata je zmiňována v literatuře (Jalal & Read, 1983), na ně může mít silnější inhibiční účinky.

Dalším zajímavým výsledkem je, že právě v případě testu stimulace klíčení semen kouřem nebyl detekován signifikantní rozdíl odpovědí porovnávaných lokalit. Tento výsledek znamená, že 100 let požárů na brdských vřesovištích postačilo k tomu, aby se u semen vřesu vyvinula pozitivní odpověď na částice kouře, která je srovnatelná s odpovědí vřesu, jehož historii představují tisíce let požárových disturbancí.

3) Je řízené vypalování vhodným managementem pro zachování tohoto biotopu v CHKO Brdy? Jaký je vhodný interval a severita řízených požárů?

V centru svého rozšíření, západním regionu Evropy, je požár považován za integrální součást vřesovišť díky dlouholeté tradici využívání těchto biotopů člověkem, jejíž součástí bylo řízené vypalování. V našich podmínkách není podobná praxe rozšířená, a proto zde dlouho scházelo pochopení pro fenomén požáru jako přirozeného faktoru utvářejícího krajinu. Jako nástroj ochrany přírody v současné době není kvůli legislativě ČR možné využít řízené vypalování. Recentní studie lesních ekosystémů však ukázaly, že oheň hraje důležitou roli i v podmínkách krajiny střední Evropy (Adámek et al., 2016). Výsledky této práce naznačují, že fungování a dynamika brdských vřesovišť přes jejich specifický původ a relativně krátkou historii je v souladu se zahraničními poznatky, a pokud je v zájmu jejich zachování v naší krajině, je nutné pokračovat v nějakém režimu disturbancí.

Úspěšnou praxí zahraniční ochrany vřesovišť je napodobování tradičních technik jejich využívání a v rámci managementových zásahů je aplikováno řízené periodické vypalování, mechanické narušování půdy, pastva zvířat či nejčastěji kombinace zmíněných (Maren & Vandvik, 2009; Mause et al., 2010; Ascoli et al., 2013). Inspirace zahraničními postupy ochrany těchto biotopů se tedy jeví jako vhodné řešení.

Z výsledků dlouhodobého vývoje funkčních skupin rostlin vřesoviště i kategorií vřesu je navíc patrné, že na vřesovištích stáří kolem 15 let začíná docházet k významným

sukcesním procesům a degradaci společenstva – poklesu pokryvnosti vřesu i jeho schopnosti obnovy, nárůstu pokryvnosti travin a brusnic, rozvoji stromového patra – doporučený interval opakování požárů, tzn. 10-15 let, je tedy příhodný i v našich podmínkách.

Jak ukazují výsledky sledování trvalých ploch na lokalitě experimentálního požáru, rychlé a málo intenzivní požáry kontrolované hasičskou technikou jsou dostačující pro podpoření jak vegetativní, tak generativní obnovy vřesu, která je klíčová pro udržení vitality a konkurenceschopnosti této dominanty, a následně fungování celého společenstva vřesoviště.

Z porovnání vypálených trvalých ploch s plochami disturbovanými pouze mechanicky bylo patrné, že samotná mechanická disturbance také představuje faktor významně ovlivňující raný vývoj společenstva. Na těchto plochách docházelo k daleko pomalejší obnově bylinného patra, avšak představovaly velmi vhodný biotop pro uchycování semenáčků vřesu. Důvodem zřejmě bylo úplné odstranění opadu a odhalení minerálního povrchu. Tento projev odpovídá terénním pozorováním často velmi bujně klíčícího vřesu v kráterech zbylých po výbuších munice při vojenských cvičeních, které jsou navíc zůstávají uchráněny před zasažením požárem. Taktéž zde docházelo oproti spálenišťům k rychlejší obnově lišejníků, pravděpodobně proto, že nedošlo k usmrcení jejich stélek. Tyto výsledky vyplývají z předběžné analýzy, jež není v této práci zahrnuta.

V případě, že by bylo v budoucnu možné využívat řízené vypalování pro zachování a obnovu vřesovišť na bývalých dopadových plochách v CHKO Brdy, je důležité udržet heterogenní charakter těchto lokalit. Za tímto účelem by bylo vhodné rozčlenit tuto lokalitu na menší oblasti, které by byly vypalovány samostatně a bez nebezpečí rozšíření ohně do okolního porostu. Současně by bylo vhodné požárový management doplnit také dalším typem zásahů, zejména takových, které vedou k mechanickému narušení porostů, odhalení minerální půdy a zpomalení obohacování lokality živinami.

5 Závěr

Tato práce ukázala, že v průběhu vývoje vřesoviště v horizontu desetiletí po požáru dochází k významným změnám environmentálních podmínek tohoto biotopu a jeho struktury jak na úrovni funkčních typů rostlin, tak na úrovni sledovaných kategorií vřesu, jež byly využívány pro charakterizování vitality a konkurenceschopnosti a schopnosti regenerace porostů této dominanty. Na úrovni druhového složení celého vřesoviště docházelo během dlouhodobého vývoje jen k mírným změnám, avšak byl detekován nárůst druhů s vyššími ekologickými nároky při osidlování raných stádiích vývoje biotopu, a také významná role heterogenní mozaiky stanovišť s různými vlhkostními poměry. Celkový vývoj biotopu odpovídal předpokladům vyplývajících ze zahraniční literatury.

Klíčící experimenty prokázaly, že klíčení vřesu z bývalých dopadových ploch je pozitivně stimulováno kouřem a že si semena zachovávají vysokou životaschopnost i při vystavení vysokým teplotám požáru. Současně je také možné, že vysoké teploty částečně klíčení vřesu stimulují, avšak k nárůstu celkové klíčivosti semen nedocházelo, protože byl jejich pozitivní vliv zároveň kompenzován úbytkem životaschopných semen.

Komparační test odpovědi semen vřesu z Brd a norského ostrova Lygra na přímé produkty požáru a různé typy substrátů ukázal, že se během 100 let využívání brdské krajiny pro vojenská cvičení vyvinula u vřesu pozitivní odpověď na částice kouře srovnatelná s odpovědí semen z lokality, která byla tradičními způsoby obhospodařování využívána po tisíce let.

Je velmi pravděpodobné, že při ponechání vřesovišť bez managementových zásahů bude docházet k jejich degradaci, konverzi k lesní vegetaci a ústupu tohoto unikátního krajinného prvku. Proto je potřeba zavedení patřičného plánu ochrany tohoto biotopu. Jak výsledky této práce naznačují, požárové disturbance jsou integrální součástí dynamiky a fungování tohoto biotopu, a proto je řízené vypalování jednou z vhodných metod pro jeho zachování a obnovu.

6 Přílohy

6.1 Tabulka fidelity (fide) a procentuální frekvence (perc) druhů v rámci kategorií stáří vřesoviště

Kategorie stáří	0x		2x		6x		10x		15x		20x		30x		50x		70x		80x		
n snímků	12		13		7		21		17		16		15		20		12		5		
	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	fide	perc	
Potentilla erecta H	36	25	---	15	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	
Danthonia decumbens H	36	25	---	15	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	
Calamagrostis epigejosH	---	0	43	31	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	5	---	8	---	0	
Carex leporinaH	---	0	38	15	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	
Rumex acetosella s.lat. H	---	0	35	23	---	0	---	0	---	0	---	0	---	13	---	0	---	0	---	0	
Polytrichum formosumM	---	0	---	0	59	43	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	
Polytrichum juniperinum M	---	33	---	15	---	29	22	57	---	29	---	25	---	27	---	20	---	25	---	20	
Larix decidua T	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	37	20	---	5	---	0	---	0
Picea abies S	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	13	34	30	---	17	---	0	
Betula pendulaT	---	25	---	0	---	14	---	5	---	29	---	50	---	20	25	50	---	8	---	0	
Picea abies T	---	0	---	0	---	0	---	0	---	18	---	6	---	7	---	35	31	58	49	80	
Dicranum scopariumM	---	33	---	8	---	0	---	29	---	18	---	13	---	27	---	20	25	67	49	100	
Chiloscyphus speciesM	---	0	---	0	---	0	---	5	---	6	---	0	---	7	---	15	---	25	50	60	
Avenella flexuosa H	---	100	---	100	---	57	---	90	---	82	---	81	---	73	---	90	---	92	---	100	
Vaccinium myrtillus H	---	92	---	85	---	86	---	95	---	88	---	94	---	80	---	95	---	100	---	100	
Calamagrostis villosa H	---	75	---	38	---	57	---	38	---	53	---	69	---	87	---	45	---	58	---	80	
Calluna vulgarisH	---	75	---	100	---	100	---	100	---	100	---	69	---	87	---	75	---	83	---	60	
Vaccinium vitis-idaea H	---	67	---	92	---	71	---	86	---	88	---	75	---	27	---	85	---	75	---	20	
Cladonia speciesM	---	50	---	38	---	86	---	81	---	65	---	44	---	53	---	45	---	67	---	40	
Pleurozium schreberiM	---	42	---	31	---	29	---	48	---	47	---	56	---	53	---	70	---	67	---	100	
Eurhynchium angustirete M	---	42	---	15	---	14	---	14	---	24	---	38	---	60	---	60	---	50	---	20	
Molinia caeruleaH	---	42	---	62	---	71	---	52	---	59	---	56	---	53	---	55	---	50	---	20	
Betula pendulaJV	---	42	---	46	---	57	---	38	---	41	---	44	---	40	---	15	---	0	---	0	
Pohlia nutans M	---	42	---	92	---	86	---	71	---	65	---	31	---	47	---	45	---	92	---	60	
Galium saxatile H	---	33	---	31	---	14	---	10	---	18	---	6	---	20	---	15	---	17	---	0	
Nardus strictaH	---	33	---	38	---	0	---	19	---	12	---	25	---	13	---	5	---	8	---	0	
Luzula luzuloides H	---	25	---	8	---	0	---	0	---	0	---	6	---	13	---	5	---	0	---	0	
Pteridium aquilinum H	---	8	---	54	---	71	---	43	---	24	---	31	---	13	---	45	---	8	---	0	
Pinus sylvestrisJV	---	0	---	0	---	29	---	5	---	12	---	13	---	0	---	0	---	0	---	0	
Sorbus aucupariaJV	---	0	---	8	---	29	---	0	---	0	---	13	---	20	---	5	---	25	---	20	
Polytrichum commune M	---	0	---	8	---	29	---	24	---	29	---	25	---	33	---	40	---	25	---	0	
Picea abies JV	---	17	---	0	---	29	---	10	---	35	---	13	---	13	---	25	---	50	---	40	
Sphagnum speciesM	---	0	---	15	---	29	---	14	---	29	---	38	---	33	---	45	---	42	---	20	
Betula pendulaS	---	17	---	0	---	14	---	10	---	12	---	31	---	7	---	15	---	8	---	0	
Dicranum polysetumM	---	17	---	0	---	14	---	10	---	6	---	0	---	13	---	30	---	42	---	20	
Hypnum cupressiformeM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	10	---	8	---	20	
Leucobryum glaucumM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	20	
Lophocolea bidentataM	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	6	---	7	---	0	---	0	---	20	
Plagiothecium curvifolium N	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	17	---	20	

Populus tremula JV	---	8	---	8	---	14	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0
Veronica officinalisH	---	8	---	8	---	0	---	0	---	0	---	13	---	5	---	0	---	0
Leucobryum juniperoideumM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0
Anthoxanthum odoratum ag	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	7	---	5	---	0	---	0
Stellaria longifoliaH	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0
Maianthemum bifoliumH	---	0	---	8	---	0	---	10	---	6	---	0	---	10	---	0	---	0
Trientalis europaea H	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	13	---	10	---	0	---	0
Iris sibirica H	---	8	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Juncus conglomeratusH	---	0	---	8	---	0	---	5	---	0	---	13	---	13	---	5	---	0
Hieracium pilosella H	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Funaria hygrometricaM	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Leptodictyum riparium M	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	6	---	5	---	0	---	0
Scleropodium purumM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	7	---	5	---	0	---	0
Rhytidiadelphus triquetrusM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0
Brachythecium rutabulum M	---	0	---	0	---	0	---	10	---	12	---	0	---	5	---	0	---	0
Carex echinataH	---	8	---	0	---	0	---	5	---	6	---	19	---	13	---	5	---	0
Carex pallescensH	---	17	---	23	---	0	---	5	---	6	---	13	---	0	---	0	---	0
Oxalis acetosella H	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	7	---	5	---	0	---	0
Aulacomnium androgynumM	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Salix auritaS	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0
Plagiothecium laetumM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0

Lycopodium clavatum H	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0
Campanula rotundifoliaH	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Bryum species M	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Aulacomnium palustreM	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Epilobium angustifolium H	---	8	---	8	---	0	---	10	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Rubus fruticosus agg.H	---	8	---	23	---	0	---	0	---	6	---	0	---	7	---	5	---	0
Hieracium lachenaliiH	---	17	---	15	---	0	---	5	---	0	---	0	---	7	---	5	---	0
Taraxacum sect. Ruderalia H	---	0	---	8	---	0	---	5	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Hypochaeris radicataH	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Hypericum maculatum H	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Hylocomium splendensM	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Frangula alnusJV	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	8	---	0
Cetraria islandicaM	---	0	---	0	---	0	---	10	---	6	---	0	---	0	---	8	---	0
Ceratodon purpureus M	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	8	---	0
Larix decidua JV	---	0	---	0	---	0	---	5	---	6	---	6	---	7	---	10	---	8
Polytrichum piliferum M	---	0	---	8	---	0	---	5	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0
Nardia scalaris M	---	0	---	0	---	14	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0
Brachythecium salebrosumM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	7	---	0	---	0	---	0
Juncus effususH	---	0	---	0	---	14	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0
Eriophorum vaginatumH	---	0	---	0	---	14	---	5	---	18	---	0	---	20	---	5	---	8
Deschampsia cespitosa H	---	8	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	8	---	0

Dicranum spuriumM	---	0	---	8	---	0	---	5	---	0	---	6	---	0	---	0	---	17	---	0
Pinus sylvestrisS	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	6	---	0	---	5	---	8	---	0
Rhytiadelphus squarrosus	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	8	---	0
Fagus sylvatica JV	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	8	---	0
Plagiomnium affineM	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	7	---	5	---	8	---	0
Drosera rotundifoliaH	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	13	---	0	---	8	---	0
Cirsium arvense H	---	8	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Holcus lanatusH	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Pinus sylvestrisT	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	7	---	0	---	0	---	0
Sorbus aucupariaS	---	8	---	0	---	14	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Lophocolea heterophylla M	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Salix auritaJV	---	8	---	8	---	0	---	5	---	0	---	13	---	7	---	0	---	0	---	0
Luzula campestrisH	---	8	---	8	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Carex species H	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	13	---	0	---	0	---	0
Agrostis capillaris H	---	0	---	8	---	0	---	5	---	0	---	6	---	20	---	0	---	0	---	0
Larix decidua S	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	13	---	0	---	0	---	0
Juncus filiformis H	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Campylopus introflexusM	---	0	---	15	---	14	---	14	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Gymnocolea inflataM	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Senecio vulgarisH	---	0	---	0	---	0	---	5	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Agrostis canina H	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Sonchus oleraceus H	---	0	---	8	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0
Carex piluliferaH	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	6	---	0	---	0	---	0	---	0

7 Citovaná literatura

- Adámek, M., Hadincová, V. & Wild, J. (2016). Long-term effect of wildfires on temperate *Pinus sylvestris* forests: Vegetation dynamics and ecosystem resilience. *Forest Ecology and Management* 380, 285-295.
- Archibald, S., Lehmann C. E. R., Gómez-Dans, J. L. & Bradstock, R. A. (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *PNAS* 110, 6442-6447.
- Ascoli, D., Lonati, M., Marzano, R., Bovio, G., Cavallero, A., & Lombardi, G. (2013). Prescribed burning and browsing to control tree encroachment in southern European heathlands. *Forest Ecology and Management*, 289, 69-77.
- Barclay-Estrup, P., & Gimingham, C. H. (1969). The description and interpretation of cyclical processes in a heath community: I. Vegetational change in relation to the Calluna cycle. *The Journal of Ecology*, 737-758.
- Bargmann, T., Maren, I. E., & Vandvik, V. (2014). Life after fire: smoke and ash as germination cues in ericads, herbs and graminoids of northern heathlands. *Applied vegetation science*, 17(4), 670-679.
- Bates D, Maechler M, Bolker B & Walker S (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 57, 289–300.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 387-394.
- Bond, W. J., & Van Wilgen, B. W. (2012). *Fire and plants* (Vol. 14). Springer Science & Business Media.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New phytologist*, 165(2), 525-538.
- Borghesio L. (2009). Effect of Fire on the Vegetation of a Lowland Heathland in North-Western Italy. *Plant ecology* 201, 723-731.
- Bowman, D. M. J. S. et al. (2009). Fire in the Earth System. *Science* 324, 481-484.
- Broderick, D. (1990). The biology of canadian weeds: *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *Plant Science* 70, 247-259.
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143, 1-10.
- Clément, B., & Touffet, J. (1990). Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *Journal of vegetation science*, 1(2), 195-202.
- Cleveland, W. S., Grosse E., & Shyu W. E. (1992) Local regression models. Chapter 8 of *Statistical Models in S* eds J.M. Chambers and T.J. Hastie, Wadsworth & Brooks/Cole.
- Dantas, V. D. L., Hirota, M., Oliveira, R. S., & Pausas, J. G. (2016). Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters*, 19(1), 12-19.

- Davies, G. M., Legg, C. J., O'Hara, R., MacDonald, A. J., & Smith, A. A. (2010). Winter desiccation and rapid changes in the live fuel moisture content of *Calluna vulgaris*. *Plant Ecology & Diversity*, 3(3), 289-299.
- Dixon, K. W., Roche, S., & Pate, J. S. (1995). The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia*, 101(2), 185-192.
- Farrell, L. (1989). The different types and importance of British heaths. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 101(3), 291-299.
- Fischer, D., & Sedláček, O. (2007). Vybrané skupiny živočichů Vojenského újezdu Brdy - možnosti a perspektivy její ochrany, in: Petříček, V., Kuchařová, P. (Eds.), *Ochrana Přírody a Krajiny Ve Vojenských Újezdech*. Praha, 173-184.
- Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W. & Trengove, R. D. (2004). A compound from smoke that promotes seed germination. *Science* 305, 977.
- Forgeard, F. (1990). Development, growth and species richness on Brittany heathlands after fire. *Oecologia* 11, 191-213.
- Ghebrehiwot, H. M., Kulkarni, M. G., Light, M. E., Kirkman, K. P., & Van Staden, J. (2011). Germination activity of smoke residues in soils following a fire. *South African Journal of Botany*, 77(3), 718-724.
- Gimingham, C. H. (1960). Biological flora of the British Isles. *Calluna Salisb.* A monotypic genus. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Journal of Ecology*, 48(2), 455-83.
- Goldammer, J. G., Brunn, E., Hartig, S., Schulz, J. & Meyer, F. (2016). Development of technologies and methods for the application of prescribed fire for the management of *Calluna vulgaris* heathlands contaminated by unexploded ordnance (UXO): Problems and first experiences gained in a research and development project in Germany.
- Heil, G. W., & Diemont, W. H. (1983). Raised nutrient levels change heathland into grassland. *Vegetatio*, 53(2), 113-120.
- Heitkamp, F., Glatzel, S., Michalzik, B., Fischer, E., & Gerold, G. (2008). Soil microbiological properties as indicators for success of heathland restoration after military disturbance. *Land degradation & development*, 19(4), 408-420.
- Helsper, H. P. G. & Klerken, G. A. M. (1984). Germination of *Calluna vulgaris* (L.) hull in vitro under different pH-conditions. *Acta Botanica Neerlandica* 33, 347-353.
- Hille, M. & den Ouden, J. (2005). Charcoal and activated carbon as adsorbate of phytotoxic compounds – a comparative study. *Oikos* 108, 202-207.
- Hobbs, R. J., & Gimingham, C. H. (1984). Studies on fire in Scottish heathland communities II. Post-fire vegetation development. *The Journal of Ecology*, 585-610.
- Hobbs, R. J., Mallik, A. U. & C. H. Gimingham. (1984). Studies on Fire in Scottish Heathland Communities: III. Vital Attributes of the Species. *Journal of Ecology* 72, 963-976.
- Chytrý, Milan, ed. (2007) *Vegetace České republiky. 1, Travinná a keříčková vegetace*. Praha: Academia, 2007. ISBN 978-80-200-1462-7.

- Iason, G. R., & Hester, A. J. (1993). The response of heather (*Calluna vulgaris*) to shade and nutrients--Predictions of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Journal of Ecology*, 75-80.
- Jalal, M. A. F., & Read, D. J. (1983). The organic acid composition of *Calluna* heathland soil with special reference to phyto-and fungitoxicity. *Plant and Soil*, 70(2), 257-272.
- Keeley, J. E. (2009). Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18(1), 116-126.
- Keeley, J. E. et al. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16, 406-411.
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2017). "lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models." *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–26. doi: 10.18637/jss.v082.i13.
- Landhausser, S. M., & Wein, R. W. (1993). Postfire vegetation recovery and tree establishment at the Arctic treeline: climate-change-vegetation-response hypotheses. *Journal of Ecology*, 665-672.
- Maren, I. E. & Vandvik, V. (2009). Prescribed burning and the role of seed bank in post-fire succession of northern heathlands, Lygra and Lurekalven islands, Hordaland, Norway. *Conservation Evidence* 6, 48-56.
- Maren, I. E. et al. (2010). Prescribed burning of northern heathlands: *Calluna vulgaris* germination cues and seed-bank dynamics. *Plant Ecol* 207, 245-256.
- Mause, R., Kraus, D. & Held, A. (2010). The Use of Prescribed Fire for Maintaining Open *Calluna* Heathlands in North Rhine-Westphalia, Germany. In: *Best Practices of Fire Use – Prescribed Burning and Suppression Fire Programmes in Selected Case-Study Regions in Europe*.
- Mitchell, R. J., Marrs, R. H., Le Duc, M. G., & Auld, M. H. D. (1997). A study of succession on lowland heaths in Dorset, southern England: changes in vegetation and soil chemical properties. *Journal of Applied Ecology*, 1426-1444.
- Mitchell, R. J., Rose, R. J. & Palmer, S. C. F. (2008). Restoration of *Calluna vulgaris* on grass-dominated moorlands: The importance of disturbance, grazing and seeding. *Biological conservation* 141, 2100-2111.
- Mohamed, B. F., & Gimingham, C. H. (1970). The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 69(3), 743-750.
- Mojzes, A. & Kalapos, T. (2014). Plant-derived smoke stimulates germination of four herbaceous species common in temperate regions of Europe. *Plant Ecology* 215, 411-415.
- Mojzes, A., Csontos, P. & Kalapos, T. (2015). Is the positive response of seed germination to plant-derived smoke associated with plant traits? *Acta Oecologica* 65-66, 24-31.
- Moravec, J. (1994). *Fytocenologie*. Academia. Praha.
- Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E. & Pausas, J. G. (2010). Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean basin flora. *Annals of Botany* 105, 627-635.

- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in ecology and evolution*, 4(2), 133-142.
- Neéman, G., Meir, I., & Neéman, R. (1993). The effect of ash on the germination and early growth of shoots and roots of *Pinus*, *Cistus* and annuals. In *Proceedings of the International Seed Testing Association*.
- Nelson, D. et al. (2009). Karrikins Discovered in Smoke Trigger Arabidopsis Seed Germination by a Mechanism Requiring Gibberellic Acid Synthesis and Light. *Plant Physiology* 149, 863-873.
- Odion, D. C., Moritz, M. A., & DellaSala, D. A. (2010). Alternative community states maintained by fire in the Klamath Mountains, USA. *Journal of Ecology*, 98(1), 96-105.
- Paritsis, J., Veblen, T. T., & Holz, A. (2015). Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Neotoma* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 26(1), 89-101.
- Pausas, J. G. (2015). Alternative fire-driven vegetation states. *Journal of Vegetation Science*, 26(1), 4-6.
- Pérez-Fernández, M. A., & Rodríguez-Echeverría, S. (2003). Effect of smoke, charred wood, and nitrogenous compounds on seed germination of ten species from woodland in central-western Spain. *Journal of Chemical Ecology*, 29(1), 237-251.
- Pickett, S. T. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In *Long-term studies in ecology* (pp. 110-135). Springer, New York, NY.
- Pladias. Databáze české flóry a vegetace. www.pladias.cz
- Prøsch-Danielsen, L., & Simonsen, A. (2000). Palaeoecological investigations towards the reconstruction of the history of forest clearances and coastal heathlands in south-western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany*, 9(4), 189-204.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Read, D. J. (1983). The biology of mycorrhiza in the Ericales. *Canadian Journal of Botany*, 61(3), 985-1004.
- Roem, W. J., Klees, H. & Berendse, F. (2002). Effects of nutrient addition and acidification on plant species diversity and seed germination in heathland. *Journal of Applied Ecology* 39, 937-948.
- Rogers, B. M., Soja, A. J., Goulden, M. L., & Randerson, J. T. (2015). Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nature Geoscience*, 8(3), 228.
- Rowe, J. S. (1983). Concepts of fire effects on plant individuals and species. The role of fire in northern circumpolar ecosystems, 18.
- Sedláček, O., Marhoul, P. & Dušek, J. (2015). Využití řízených požárů v ochranářském managementu se zvláštním zřetelem na jeho využití při managementu bezlesí navrhované CHKO Brdy.

- Sedláková, I. & Chytrý, M. (1999). Regeneration patterns in a Central European dry heathland: effect of burning, sod-cutting and cutting. *Plant Ecology* 143, 77-87.
- Schimmel, J. & Granström, A. (1996). Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77, 1436-1450.
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 353-391.
- Ter Braak, C.J.F., & Šmilauer, P., 2012. Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0.
- Thomas, P. A., & Wein, R. W. (1990). Jack pine establishment on ash from wood and organic soil. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(12), 1926-1932.
- Thomas, T. H. & Davies, I. (2002). Responses of dormant heather (*Calluna vulgaris*) seed to light, temperature, chemical and advancement treatments. *Plant Growth Regulation* 37, 23-29.
- Thonicke, K., Venevsky S., Sitch, S. & Cramer, W. (2001). The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a Dynamic Global Vegetation Model. *Global Ecology & Biogeography* 10, 661,667.
- Tichý, L., 2002. JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.* 13, 451–453.
- Tishkov, A. A. (2004). Forest fires and dynamics of forest cover. In: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*.
- Van Der Wal, A., De Boer, W., Klein Gunnewiek, P. J., & Van Veen, J. A. (2009). Possible mechanism for spontaneous establishment of *Calluna vulgaris* in a recently abandoned agricultural field. *Restoration Ecology*, 17(2), 308-313.
- Van Der Zee, F. (2004). Burning of heathland in military areas in the Netherlands. *International Forest Fire News*, 30, 75-76.
- Vandvik, V., Heegaard, E., Måren, I. E., & Aarrestad, P. A. (2005). Managing heterogeneity: the importance of grazing and environmental variation on post-fire succession in heathlands. *Journal of applied ecology*, 42(1), 139-149.
- Vandvik, V., Töpper, J. P., Cook, Z., Daws, M. I., Heegaard, E., Måren, I. E., & Velle, L. G. (2014). Management-driven evolution in a domesticated ecosystem. *Biology letters*, 10(2), 20131082.
- Velle, L. G., Nilsen, L. S., & Vandvik, V. (2012). The age of *Calluna* stands moderates post-fire regeneration rate and trends in northern *Calluna* heathlands. *Applied Vegetation Science*, 15(1), 119-128.
- Warren, S. D., Holbrook, S. W., Dale, D. A., Whelan, N. L., Elyn, M., Grimm, W., & Jentsch, A. (2007). Biodiversity and the heterogeneous disturbance regime on military training lands. *Restoration Ecology*, 15(4), 606-612.
- Watt, A. S. (1955). Bracken versus heather, a study in plant sociology. *The Journal of Ecology*, 490-506.
- Webb, N. R. (1998). The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology* 35, 987-990.

- Westhoff, V., & van der Maarel, E. (1973). The Braun-Blanquet approach, in: Whittaker, R.H. (Ed.), *Ordination and Classification of Plant Communities*. W.Junk, The Hague, The Netherlands, 617–737.
- Whittaker, E., & Gimingham, C. H. (1962). The effects of fire on regeneration of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. from seed. *The Journal of Ecology*, 815-822.
- Zackrisson, O., Nilsson, M. C., & Wardle, D. A. (1996). Key ecological function of charcoal from wildfire in the Boreal forest. *Oikos*, 10-19.