

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky

Oddělení geobotaniky



Faktory určující výskyt stepních druhů na Křivoklátsku

**Factors responsible for species diversity and composition
in dry grasslands**

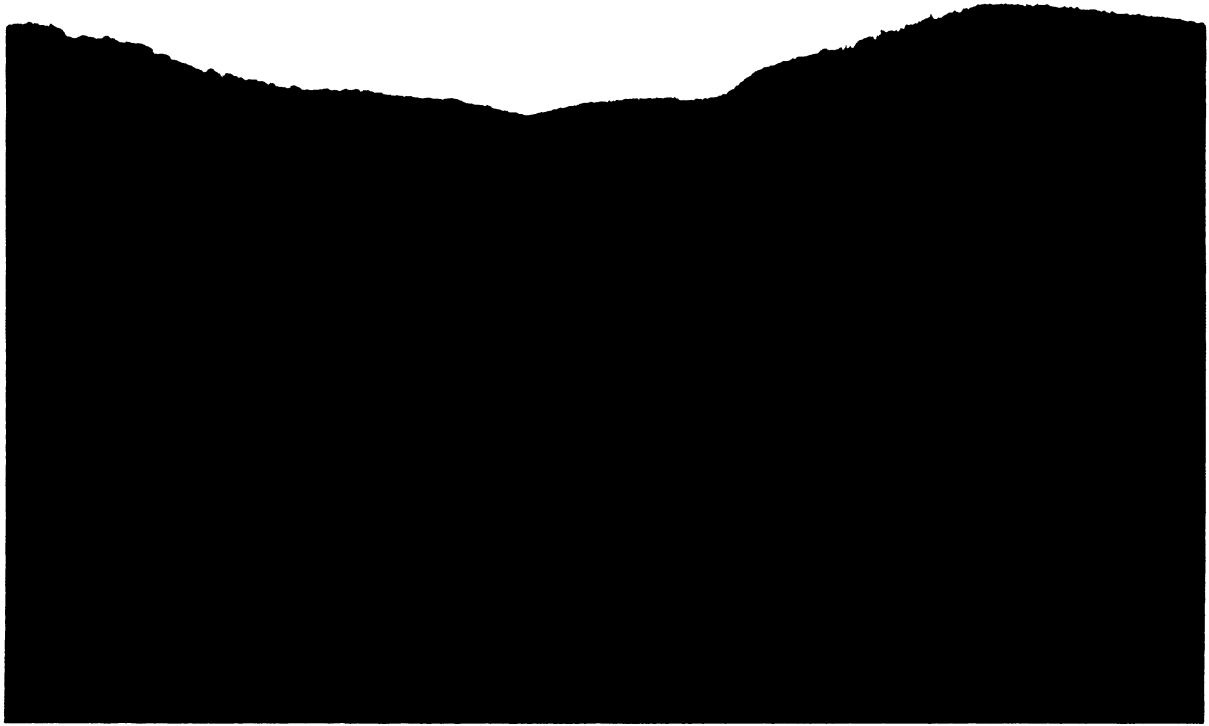
Diplomová práce

Bc. Iveta Husáková

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha 2008

Diplomová práce **Ivety Husákové** byla obhájena na katedře botaniky PřF UK v Praze dne 22.9.2008 a ohodnocena klasifikačním stupněm **v ý b o r n ě**.



Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně s využitím uvedené literatury a informací, na něž odkazuji.

Iveta Husáková

Husáková

Poděkování

Především chci poděkovat své školitelce Zuzce Münzbergové za obětavé vedení této práce, za velice ochotné rady a důležité připomínky, ale hlavně také za to, že mi poskytla možnost se tomuto zajímavému tématu věnovat.

Obrovský dík bych chtěla vyjádřit svým rodičům a Tomášovi za vyčerpávající podporu a naprosto ideální podmínky během celého studia, za obětavost, se kterou mne doprovázeli v terénu a vůbec za vše co pro mne dělali a dělají.

Za naprosto nepostradatelnou pomoc a značnou ochotu děkuji Honzovi Wildovi, který mne seznámil s programem Definiens a umožnil mi tak zpracovat letecké snímky „novým“ způsobem, a také vždy poradil co a jak udělat v GIS. Paní Evě Štefanové děkuji za pomoc a cenné rady při provádění ortorektifikace. Správě CHKO Křivoklátsko děkuji za poskytnutí leteckých snímků a dalších potřebných materiálů pro tuto práci.

Děkuji všem spolužákům a lidem, se kterými jsem se na katedře setkala, za spoustu dobrých rad a nápadů, za příjemnou přátelskou i pracovní atmosféru, a také za pořádání všech exkurzí a terénních cvičení, které mi byly velkým přínosem a budu na ně ráda vzpomínat.

Obsah

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Abstract..... | 5 |
| 1. Úvod..... | 6 |
| 2. Význam charakteru oblasti pro rozšíření stepních druhů | 12 |
| 2. 1. Vymezení území..... | 12 |
| 2. 2. Lokality a potenciální přirozená vegetace..... | 13 |
| 2. 3. Geologie | 15 |
| 2. 4. Geomorfologie | 16 |
| 2. 5. Půdy..... | 17 |
| 2. 6. Klima..... | 17 |
| 2. 7. Fytogeografie | 18 |
| 2. 8. Historie využívání území a zásadní vlivy lidské činnosti | 19 |
| 3. Metodika | 20 |
| 3. 1. Sběr dat..... | 20 |
| 3. 1. 1. Vymezení studovaných lokalit..... | 20 |
| 3. 1. 2. Terénní sběr dat..... | 20 |
| 3. 1. 3. Historická data | 22 |
| 3. 1. 4. Změna druhového složení v nedávné minulosti..... | 23 |
| 3. 2. Zpracování dat..... | 25 |
| 3. 2. 1. Příprava historických dat..... | 25 |
| 3. 2. 1. 1. Ortorektifikace | 25 |
| 3. 2. 1. 2. Klasifikace..... | 26 |
| 3. 2. 2. Výpočet parametrů prostředí..... | 27 |
| 3. 2. 2. 1. Současné faktory | 27 |
| 3. 2. 2. 2. Historické faktory..... | 29 |
| 3. 2. 3. Statistické zpracování dat..... | 30 |
| 3. 2. 3. 1. Druhové složení a podobnost lokalit..... | 30 |
| 3. 2. 3. 2. Potenciální přímá radiace lokalit..... | 30 |
| 3. 2. 3. 3. Výběr proměnných..... | 31 |
| 3. 2. 3. 4. Druhové složení a parametry prostředí | 31 |
| 3. 2. 3. 4. 1. Vzájemné vztahy mezi sledovanými parametry | 31 |
| 3. 2. 3. 4. 2. Vliv jednotlivých současných a historických faktorů | 32 |
| 3. 2. 3. 5. Počet druhů a parametry prostředí | 34 |
| 3. 2. 3. 6. Relativní význam současných a historických faktorů..... | 35 |
| 3. 2. 3. 7. Vlastnosti druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit..... | 36 |
| 4. Výsledky | 37 |
| 4. 1. Historická struktura krajiny..... | 37 |
| 4. 2. Druhové složení a podobnost lokalit..... | 38 |
| 4. 3. Potenciální přímá radiace lokalit..... | 40 |
| 4. 4. Výběr proměnných..... | 41 |
| 4. 5. Druhové složení a parametry prostředí | 42 |
| 4. 5. 1. Vzájemné vztahy mezi sledovanými parametry | 42 |
| 4. 5. 2. Vliv jednotlivých současných a historických faktorů | 44 |
| 4. 5. 2. 1. Současné faktory | 45 |
| 4. 5. 2. 2. Historické faktory..... | 51 |
| 4. 6. Počet druhů a parametry prostředí | 54 |

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 4. 6. 1. Současné faktory | 56 |
| 4. 6. 2. Historické faktory..... | 59 |
| 4. 7. Relativní význam současných a historických faktorů..... | 61 |
| 4. 8. Vlastnosti druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit..... | 63 |
| 4. 9. Změna druhového složení v nedávné minulosti..... | 67 |
| 5. Diskuse | 72 |
| 5. 1. Diskuse použité metodiky | 72 |
| 5. 1. 1. Data získaná v terénu | 72 |
| 5. 1. 2. Historická data | 74 |
| 5. 1. 3. Parametry charakterizující strukturu krajiny..... | 76 |
| 5. 1. 4. Vlastnosti druhů | 77 |
| 5. 2. Diskuse výsledků | 77 |
| 5. 2. 1. Změny ve struktuře krajiny | 77 |
| 5. 2. 2. Druhové složení a parametry prostředí | 79 |
| 5. 2. 3. Počet druhů a parametry prostředí | 85 |
| 5. 2. 4. Změna druhového složení v nedávné minulosti..... | 87 |
| 6. Závěr..... | 89 |
| Seznam literatury | 90 |
| Přílohy | 97 |

Abstract

Factors responsible for species diversity and composition in dry grasslands

In fragmented landscapes, plant species distribution may depend not only on local habitat conditions, but also on landscape structure in the present and habitat conditions and landscape structure in the past. Many recent studies explored effect of these factors on species diversity. There are, however, only few studies dealing with the relative importance of all these factors for both species diversity and composition. Moreover, most of these studies were carried out in forests.

The aim of this thesis was to identify factors responsible for species diversity and composition of dry grasslands patches in forested landscape of Křivoklátsko Biosphere Reserve. Specifically, I examined the effect of (1) current habitat conditions and landscape structure and (2) past landscape structure and continuity of the habitats for species diversity and composition at the study localities. (3) I assessed the relative importance of all these factors for species diversity and distribution in the landscape.

I analyzed information on past and present landscape structure using aerial photographs from 1938, 1973, 1988, 2000 and 2004-6. This information served as a basis for subsequent analyses as well as to describe changes in landscape structure in the studied region. Furthermore, I located accurate geographical position of all current dry grassland localities, recorded all species of vascular plants occurring at each locality, as well as recorded additional information on abiotic conditions of the localities. I used GIS to calculate total area of each locality and its isolation in the present as well as its continuity, isolation and area in the past.

The present distribution of dry grassland species in the study region is significantly affected by current habitat conditions, current landscape structure as well as by past landscape structure. The most important factors are current habitat conditions, especially in terms of proportion of rock, shallow soil, scree and deeper soil. Current landscape structure accounts for relatively little variation in species composition of the patches compared with historical structure, whereas it is almost as important as historical structure for species diversity. The highest diversity and specific species composition was found on large, well connected and continuous localities that were never forested since 1938. The changes in landscape structure in the past can thus have strong effects on current species distribution.

Key words: Dry grasslands, species diversity, species composition, landscape structure, past and present, habitat conditions.

1. Úvod

Rozšíření rostlinných druhů v krajině je nerovnoměrné a mnohdy na první pohled těžko vysvětlitelné. Pro některé druhy sice platí poměrně jasné vztahy například ke geologickému podkladu, sklonu svahu a dalším parametrům prostředí, které nám umožní pochopit jejich rozšíření na určité škále, avšak na jiné, mnohem jemnější škále nám už podobné zjednodušení stačit nemusí (Chýlová 2005). Nabízí se nám tedy otázka, proč se na některých stanovištích vyskytuje více druhů než na jiných a proč můžeme pozorovat určitý druh na jednom stanovišti a na jiném, třeba i velice podobném, se tento druh již nevyskytuje. Přežití a dynamika druhů na krajinné úrovni je totiž daná nejen lokálními stanovištními podmínkami, ale také strukturou krajiny, která se v průběhu času mění. V krajině tak neustále některá nová stanoviště vznikají a zároveň mnohá další zanikají. Výsledkem pak může být mozaika odlišných stanovišť, na nichž je možné sledovat postupující fragmentaci.

Fragmentace krajiny je proces, kdy dochází k rozdělení velké a spojité lokality na řadu menších a méně spojených plošek (Soons 2003). Hlavním důsledkem fragmentace krajiny je nejprve redukce plochy jednotlivých lokalit a následné zmenšení jejich počtu, což snižuje pravděpodobnost přežívání druhů. Negativní působení fragmentace se může projevit prostřednictvím zmenšení velikosti populace, což zvyšuje pravděpodobnost náhodné extinkce. Dalším mechanismem je větší působení okrajového efektu v menších lokalitách, čímž vzniká relativně větší kontaktní zóna s okolím v porovnání s jejich vnitřní plochou (Soons 2003), dynamika takovýchto ekosystémů je pak více řízena vnějšími spíše než vnitřními silami (Saunders et al. 1991). Dalším důsledkem fragmentace krajiny je redukce konektivity mezi jednotlivými lokalitami, což může limitovat šíření jednotlivých druhů díky rostoucí vzdálenosti nebo přítomnosti bariér mezi lokalitami (Soons 2003) a vést tedy k nižší možnosti rekolonizace těchto lokalit. V systému fragmentovaných stanovišť tedy nutně dochází ke ztrátě celkové druhové diverzity. Zajímavé však je, jak moc.

Jedno z možných vysvětlení druhové diverzity na fragmentovaných stanovištích nám poskytuje rovnovážná teorie ostrovní biogeografie (Mac-Arthur et Wilson 1963, 1967), která říká, že počet druhů na ostrově je dán rovnováhou mezi imigrací a extinkcí. Jedná se však o dynamickou rovnováhu, jelikož neustále některé druhy vymírají a stejné nebo jiné je nahrazují (Begon et al. 1997). Tradičně se tyto odlišné procesy studovaly na skutečných ostrovech v moři, avšak dnes se ukazuje, že řada z nich probíhá i na ostrovech pevninských. V současné době jsou za ostrov považována jakákoliv ohraničená stanoviště obklopená jiným typem

lokalit (Begon et al. 1997), tedy to mohou být například ostrůvky bezlesí obklopené okolními lesy. Proto lze studovat podobné věci jak na ostrovech, tak na pevnině.

Na základě teorie ostrovní biogeografie platí, že čím je ostrov vzdálenější od pevniny nebo od dalších ostrovů, počet druhů bude menší, jelikož jejich výskyt bude omezen schopností druhů došít se na takto vzdálenou lokalitu. Naopak, čím je plocha ostrova větší, tím se zde může udržet více druhů. To dokládá i mnohonásobně ověřený pozitivní vztah mezi počtem druhů a plochou lokality, tzv. „*species-area relationship*“ (Boecklen 1986, Kohn et Walsh 1994, Ricklefs et Lovette 1999, Ney-Nifle et Mangel 2000, Pyšek et al. 2002a, Peintinger et al. 2003, Turner et Tjorve 2005).

Plocha může ovlivnit druhové bohatství buď přímo nebo nepřímo (Mac-Arthur et Wilson 1967, Kohn et Walsh 1994). Nejjednodušším přímým vysvětlením „*species-area relationship*“ je, že na velkou plochu se vejde víc jedinců a tak i druhů. Plocha může působit přímo také tím, že populace na větších ostrovech jsou dostatečně velké a díky tomu riziko extinkce je menší, navíc na velké ploše se mohou udržet i druhy, které jsou vzácné a na malých lokalitách nejsou schopny vytvořit životaschopné populace, nebo tím, že větší ostrovy představují větší cíl pro šířící se organismy a tak ovlivňuje míru kolonizace (Mac-Arthur et Wilson 1967). Plocha může působit také nepřímo a to prostřednictvím korelace s dalšími faktory, které ovlivňují diverzitu přímo (Ricklefs et Lovette 1999). Mezi nejvýznamnější faktory patří diverzita stanovišť. Větší ostrovy mohou podpořit více typů stanovišť a tak umožnit přežití více druhů.

Dalším procesem je vliv izolovanosti. Čím jsou lokality více vzdálené, tím by se měly více lišit v počtu druhů a druhovém složení, protože již samotná vzdálenost vhodných lokalit od sebe a případné migrační bariéry slouží jako jakýsi filtr, který brání mnohým druhům dostat se na cílové lokality. Výskyt jednotlivých druhů na určité lokalitě tak závisí na různých schopnostech druhů šířit se ve fragmentované krajině. Kdyby druhové složení bylo dáno jen podmínkami na stanovišti, nebyl by žádný rozdíl mezi druhy šířícími se různým způsobem. Naopak, když limitace šíření je důležitý proces, lze očekávat, že shoda mezi výskytem druhů předpovězeném na základě podmínek prostředí a skutečným výskytem druhů v krajině bude menší pro druhy s limitovanou schopností šíření. Takové druhy zanechají mnoho vhodných míst neobsazených. Stupeň limitace šíření druhů je proto ovlivněn především jejich vlastnostmi (Ozinga et al. 2005). Mezi významné vlastnosti druhů patří zejména dostupnost (množství) semen a jejich hmotnost (zde je nutné uvažovat kolonizačně-kompetiční „*trade-off*“ mezi schopností druhu dostat se na lokalitu a následně se pak na lokalitě se také udržet), schopnost šířit se, a také se rozšířit a udržet na lokalitě (Tremlová-Blažková 2005). Pro

izolované lokality má význam především šíření na dlouhou vzdálenost, které je zprostředkováno větrem, velkými savci, ptáky nebo vodou (Soons 2003). Na krajinné úrovni může být stupeň limitace šíření ovlivněn také hojností druhů v regionálním „*species poolu*“ (tj. hlavním limitujícím faktorem, když disperzní schopnosti druhu i jeho schopnosti usazení se na lokalitě jsou velké) a prostorovým uspořádáním a konektivitou vhodných lokalit (Ozinga et al. 2005).

Dynamiku druhů ve fragmentované krajině lze popsat také pomocí teorie metapopulační dynamiky (Hanski 1998). Metapopulace představují soubor lokálně omezených populací a neobsazených, ale potenciálně vhodných lokalit, uvnitř určitého většího území, které jsou spojené prostřednictvím šíření jednotlivých druhů, a jsou udržovány dynamickou rovnováhou mezi kolonizací a extinkcí (Eriksson 1996). Výskyt potenciálně vhodných, ale neobsazených lokalit je způsoben tím, že druhy neustále vymírají a disperzní schopnosti mnohých druhů jsou limitovány, alespoň na větší prostorové škále (Ozinga et al. 2005). Počet těchto neobsazených vhodných lokalit by měl proto být v rovnováze s počtem obsazených lokalit (Ehrlén et Eriksson 2000).

Přežívání druhu na úrovni krajiny v tomto případě závisí na existenci právě těchto potenciálně vhodných, ale neobsazených lokalit (Eriksson 1996, Ehrlén et Eriksson 2000). Je tedy nutné, aby se v průběhu existence jedné populace z ní vytvořily další populace, které obsadí tyto prázdné lokality (Hanski 1998), populace na původním místě pak může zaniknout. Tak dochází k přemísťování jednotlivých populací. Lokální druhové bohatství v takovémto systému sice může být menší, ale celkové regionální bohatství druhů bývá vysoké. Navíc díky „efektu záchrany – *rescue effect*“ v systému nepřiliš vzdálených lokalit může být zabráněno úplné extinkci druhu na lokalitě díky rekolonizaci z okolních lokalit a tím naopak zvýšeno i lokální druhové bohatství (Piessens et al. 2004).

Kromě těchto rovnovážných procesů, které mohou probíhat jak na pevnině, tak na ostrovech, se ve fragmentované krajině uplatňuje řada dalších, nerovnovážných procesů (Fahrig 2003). To je dané tím, že pevninské ostrovy, na rozdíl od skutečných ostrovů, jsou obvykle poměrně mladé a díky tomu se zde ještě nestihla ustanovit rovnováha mezi imigrací a extinkcí. V řadě takovýchto izolovaných lokalit převažuje extinkce nad imigrací, což vede k postupnému snižování počtu druhů v těchto ostrůvcích (Eriksson 1996).

Z toho plyne, že dynamika druhů v krajině nesouvisí jen současnými podmínkami a strukturou krajiny, ale i s podmínkami a strukturou krajiny v minulosti. Nutné je si uvědomit, že každá krajina prochází neustálými proměnami, při nichž některé pro druh vhodné lokality zanikají a jiné vznikají. Kromě podmínek panujících na lokalitě tak výskyt druhu záleží do

značné míry také na jeho schopnosti přežít i tam, kde se podmínky zhoršují, a zejména pak na jeho schopnosti šířit se jinam (Eriksson 1996, Ehrlén et Eriksson 2000). Pro šíření druhu je proto podstatná konkrétní časoprostorová struktura krajiny.

Historie působí prostřednictvím několika faktorů. Mezi nejvýznamnější patří, jak stará je lokalita, co na ní bylo v minulosti, jak vypadala struktura tehdejší krajiny a jak rychle změny v krajině proběhly. To vše vypovídá o tom, do jaké míry je tato fragmentovaná krajina v nerovnováze. Mnohé ostrůvky lokalit nacházející se v dnešní krajině jsou různého stáří, některé z nich se mohou vyskytovat na stejném místě stovky až tisíce let, zatímco jiné existují jen krátkou dobu. V krajině se tak můžeme setkat s lokalitami ostrovního charakteru, které vznikly a udržují se víceméně přirozeným způsobem. Často však vznik takovýchto lokalit souvisí s různým využitím půdy v minulosti, kdy mnohé z nich sloužily jako pastviny, jiné jako louky či pole a podobně (Cousins et Eriksson 2002). Po opuštění těchto stanovišť došlo k postupné sukcesi zarůstáním lesem a v současné době tak zbyly jen ostrůvky původně mnohem více spojených lokalit. Důsledkem tak je vznik fragmentované krajiny, v níž dochází neustále k redukci plochy lokalit a jejich konektivity, čímž se snižuje i počet druhů v nich žijících (Cousins et Eriksson 2001). V současné době jsou populace druhů žijících na fragmentovaných stanovištích v nerovnováze a představují tzv. „*remnant*“ (zbytkové) populace (Eriksson 1996). Postupem času a za předpokladu, že tyto lokality budou existovat dostatečně dlouho, se ustanoví nová – „nižší“ rovnováha mezi imigrací a extinkcí, která tak podpoří výskyt menšího počtu druhů na jednotlivých lokalitách.

Vliv historie na rozšíření druhů a diverzitu byl studován především v lesích. Příkladem práce tohoto směru je studie autorů Honnay et al. (2004), kteří dokládají, že některé druhy jsou silně vázány na primární lesy a v lesích sekundárních se vyskytují jen velmi zřídka, zatímco jiné druhy se naopak častěji vyskytují v lesích sekundárních. Ještě jiné se pak vyskytují v obou typech lesa srovnatelně často. Takovýto výskyt druhů pravděpodobně odráží jejich schopnosti šíření. Řada dalších autorů se zabývá podobnou tematikou vztahující se k rozšíření lesních druhů, jmenovitě např. Graae et Sunde (2000), Jacquemyn et al. (2001a,b) či Hérault et Honnay (2005) a řada dalších. Studie na jiných typech stanovišť jsou poměrně vzácné a věnují se spíše zemědělské či sídelní (venkovské) krajině ve vztahu k využití půdy v historii (Bruun 2000, Bruun et al. 2001, Cousins et Eriksson 2001, Cousins et Eriksson 2002, Kraus et al. 2004, Chýlová 2005). Navíc jsou tyto práce zaměřeny jen na jeden či několik málo druhů (Donohue et al. 2000) nebo jen na druhovou diverzitu (Bruun 2000, Lindborg et Eriksson 2004, Helm et al. 2006, Cousins et al. 2007, Öster et al. 2007), případně na diverzitu různých skupin druhů vymezených podle jejich vlastností (Adriaens et al. 2006).

Výše uvedené ukazuje, že druhové složení a diverzita druhů na lokalitách je výsledkem jak procesů současných, tak minulých, lokálních a regionálních. Většina studií se zaměřuje jen na některé z těchto faktorů. Studií sledujících relativní význam všech těchto procesů pro diverzitu druhů i druhové složení je málo a navíc byly provedeny jen v lesích (Jacquemyn et al. 2001a, Honnay et al. 2004, Kolb et Diekmann 2004, Hérault et Honnay 2005).

Pro studium různých faktorů podmiňujících výskyt stepních druhů v krajině bylo vybráno jako modelové území Křivoklátsko (obrázek 1). Toto území je velice vhodné k takovému typu studia, jelikož obsahuje velké množství otevřených stepních ploch, tzv. pleší, které hostí řadu vzácných druhů (Kolbek et al. 1997). Jednotlivé lokality jsou často poměrně malé a mnohé od sebe vzdálené, proto lze předpokládat, že výskyt druhů bude do značné míry ovlivněn schopností těchto druhů šířit se v krajině. Navíc studované lokality jsou různého stáří, některé se nachází na stejném místě nepřetržitě stovky let, zatímco jiné vznikly teprve v nedávné době (Ložek 1983). Z toho lze usuzovat, že struktura této krajiny se v průběhu času významně mění a současný výskyt druhů bude do značné míry ovlivněn i historickými faktory.

Ačkoliv se Křivoklátsko jeví jako poměrně prozkoumané území, většina prací je zaměřena na studium vegetace nebo květeny (např. Kolbek et al. 1997, 1999a,b, 2001a,b, 2003). Také práce Kučery et Mannové (1998) se zabývá floristickými a vegetačními poměry nejvýznamnějších křivoklátských pleší, které hodnotí v širším kontextu xerothermních společenstev středních Čech. Dále existuje řada prací věnujících se otázce vývoje a původu stepí v Čechách (např. Jeník et Ložek 1970, Ložek 1971), avšak prací věnujících se působení různých faktorů na diverzitu druhů je velice málo. Dlouhodobé změny biodiverzity byly sledovány zejména u měkkýšů (Ložek 1983) a lesa (Svoboda 1943, Kolbek 1994). Pouze jediná práce se věnuje vlivu různých faktorů (vliv turistů, muflonů a ruderalizace) na biodiverzitu stepních společenstev (Kolbek 1996). Avšak o vlivu struktury krajiny a jejích změn na diverzitu druhů a jejich rozšíření se stále nic neví.

Cílem této diplomové práce je proto zjistit, které faktory jsou zodpovědné za výskyt stepních druhů v jinak lesnaté krajině Křivoklátska a to především ve vztahu ke stupni fragmentace konkrétní krajiny v současnosti, ale i k historické struktuře krajiny. Na základě toho pak zhodnotit relativní význam všech faktorů z různých období pro diverzitu druhů i

druhové složení na lokalitách. Pomocí analýzy geografických a historických dat získaných z leteckých snímků a po propojení s terénními údaji o výskytu druhů na lokalitách se pokusím odpovědět na následující otázky:

- 1) Jak závisí počet druhů a druhové složení na současné charakteristice lokality (pleše), zejména na její velikosti, izolovanosti a stanovištních podmínkách?
- 2) Jak je počet druhů a druhové složení pleše ovlivněno historickými faktory, tzn. jak stará je lokalita, co na ní bylo v minulosti (les/pleš) a jak konkrétně vypadala historická struktura krajiny?
- 3) Jaký je relativní význam současných a historických faktorů pro druhové složení i počet stepních druhů na lokalitách?



Obrázek 1: Pohled na Vysoký vrch a Týřovickou skálu.

2. Význam charakteru oblasti pro rozšíření stepních druhů

2. 1. Vymezení území

Studované území se nachází v Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervaci Křivoklátsko, a to konkrétně v NPR Týřov (přesné vymezení znázorňuje červeně vyznačená plocha na obrázku 2). Toto území je velice vhodné pro studium druhového bohatství stepních prvků flóry, jelikož vykazuje velkou zachovalost přírody, pestrou geomorfologickou členitost a na ní vázané nejlépe vyvinuté komplexy stepních společenstev na Křivoklátsku, které se zde vyskytují na řadě drobných i větších stanovišť. Rezervace i její blízké okolí se vyznačuje pestrou mozaikou stanovišť s mnoha vzácnými a ohroženými druhy rostlin i živočichů.

Studované území zhruba odpovídá NPR Týřov, s výjimkou Týřovických skal a levého břehu Úpořského potoka. Jeho rozloha činí přibližně 400 ha, z toho téměř 7 ha zaujímají studované lokality, tedy pleše a částečně také skály. Nejvyšší kótou celého studovaného území je vrch Na Budkách (512 m), nejnižše položená jsou úpatí svahů na břehu Berounky (250 m).



Obrázek 2: Orientální mapa s vymezením NPR Týřov, červeně označeno studované území (1: 50 000).

2. 2. Lokality a potenciální přirozená vegetace

Za zájmové lokality – pleše – považují všechny otevřené plochy nebo plochy s pokryvností stromového patra menší než 30%, které se vyznačují mělkou půdou a jejichž výskyt je podmíněn kombinací vrcholového a říčního fenoménu, expozicí, klimatem, geologickými a půdními poměry. Tato stanoviště jsou vázaná na hluboké kaňonovité údolí Berounky a jejích přítoků a na vrcholy z kamenitě zvětrávajících hornin na výslunných návětrných svazích. Na tato stanoviště se váže komplex travinobylinných společenstev, která se vyznačují mozaikovitě uspořádaným bylinným patrem a bohatým zastoupením mechů a lišejníků. Společenstva skeletovitých primitivních půd navazují na semixerotermní trávníky a skalní stepi (obrázek 3) a jsou ohraničena lemovými společenstvy, která přecházejí do teplomilných křovinných pláštíů a rozvolněných zakrslých doubrav (Kučera et Mannová 1998). Pleše tak představují lokality, které by byly pro soustavu Natura 2000 vymapovány jako jednotky T3.1, T4.1, T5.5, T8.1.B, S1.2, S1.3, S2.B – dle Chytrý et al. 2001:

T3.1 reprezentuje skalní vegetaci s *Festuca pallens* a dominantním *Allium senescens* subsp. *montanum* nebo bez výrazných dominant. Pravidelně jsou zastoupeny druhy suchých trávníků s širší ekologickou amplitudou (např. *Asperula cynanchica*, *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla arenaria*). Charakteristický je výskyt sukulentů, zejména *Sedum* spp. a *Jovibarba globifera*. Na strmějších svazích se častěji vyskytují i druhy skalních štěrbin, např. *Aurinia saxatilis* a drobné kapradiny rodu *Asplenium* (Chytrý et al. 2001).

T4.1 představuje suché bylinné lemy na okrajích doubrav, případně plošné porosty v komplexech neobhospodařovaných suchých trávníků. Dominují teplomilné druhy např. *Dictamnus albus*, *Geranium sanguineum* (Chytrý et al. 2001).

T5.5 jsou acidofilní trávníky mělkých půd s dominancí *Festuca ovina*, vzácněji *Agrostis* spp. nebo *Hieracium pilosella*. Dále se zde uplatňují druhy suchých a živinami chudých půd, např. *Hypericum perforatum*, *Jasione montana*, *Lychnis viscaria*, *Rumex acetosella*, *Scleranthus perennis*, *Thymus pulegioides*. Běžně se vyskytují i lišejníky (*Cladonia* spp.) a mechorosty (Chytrý et al. 2001).

T8.1.B představují suchá vřesoviště nížin a pahorkatin s dominancí *Calluna vulgaris*. V porostech jsou hojné suchomilné acidofyty (*Festuca ovina*, *Hieracium pilosella*, *Jasione montana*, *Rumex acetosella*, *Scleranthus perennis* a další). „B“ v označení této jednotky odlišuje suchá vřesoviště bez výskytu *Juniperus communis* (Chytrý et al. 2001).

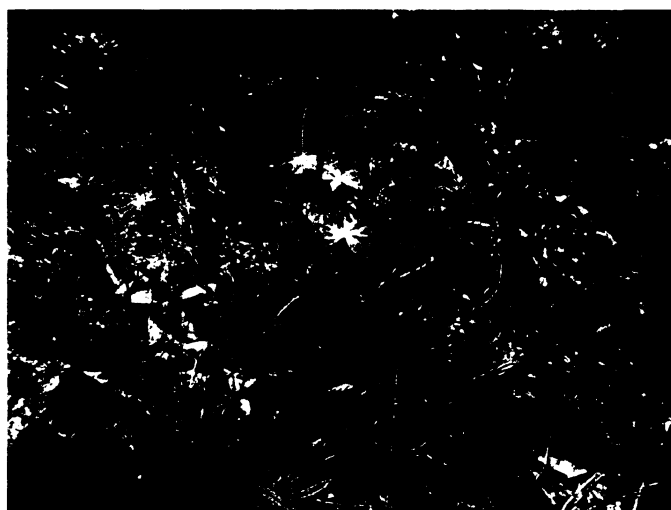
Jednotky skupiny S1 označují skály a droliny, S2 pak pohyblivé sutě. Kategorie S1.2 představuje štěrbinovou vegetaci silikátových skal a drolin, kde dominují drobné acidotolerantní kapradiny, např. *Asplenium* spp. a někdy také dvouděložné suchomilné

chamaefyty. Dominující petrofyty jsou doprovázeny někdy i druhy suchých trávníků (např. *Allium senescens* subsp. *montanum*). Tato jednotka zahrnuje několik odlišných typů spojených s četnými přechody a mozaikami. V mém případě se jedná o podjednotku s vegetací slunných svahů (Chytrý et al. 2001).

S1.3 jsou vysokostébelné trávníky skalních terás, kde se mozaikovitě střídají zapojené trávníky s holými skalními stupni. Dominantní druhy jsou trávy jednak vysoké (*Calamagrostis* spp.), ale i nízké (*Avenella flexuosa*, *Sesleria caerulea*), často i květnaté byliny (*Solidago virgaurea*) (Chytrý et al. 2001).

S2.B představuje pohyblivé sutě, které jsou charakteristické řídkými porosty jednoletek (*Galeopsis angustifolia*, *Microrrhinum minus*) až rozvolněnými porosty s dominancí geofytů a hemikryptofytů (*Vincetoxicum hirundinaria*). V porostech se vyskytuje mnoho druhů hájových, jakož i druhů suchých trávníků a květnatých i nitrofilních lemů. Zemina, která se pohybem sutě dostala na povrch, je totiž velmi dobře kolonizovatelná druhy značně odlišných ekologických nároků (Chytrý et al. 2001).

Podle Mapy potenciální přirozené vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et Moravec 1995) odpovídají výskytu pleší tyto jednotky: Břeková doubrava (*Sorbo-Quercetum*, SQ), která je častá v mozaice se suťovými lesy, většinou jen v malých ostrůvcích; Kamejková doubrava (*Lithospermo-Quercetum*, LiQ), která se vyskytuje jako malé ostrůvky teplomilné doubravy na výrazně xerothermních polohách s minerálně bohatším podkladem (např. Vápenný vrch); Tařicová skalní společenstva (*Alyso-Festucion pallentis*, AF), která zahrnují mozaiku xerothermních travinných a lemových společenstev a rozvolněných „řidkolesů“. Výskyt je vázán na slunné skalnaté svahy nad údolím Berounky a Úpořského potoka (Kolbek et al. 1997). Vzhledem k zachovalosti území se vymezené jednotky potenciální vegetace do značné míry shodují s aktuálním stavem.



Obrázek 3: Skalka s *Dianthus carthusianorum*, *Hieracium cymosum*, *Festuca pallens*.

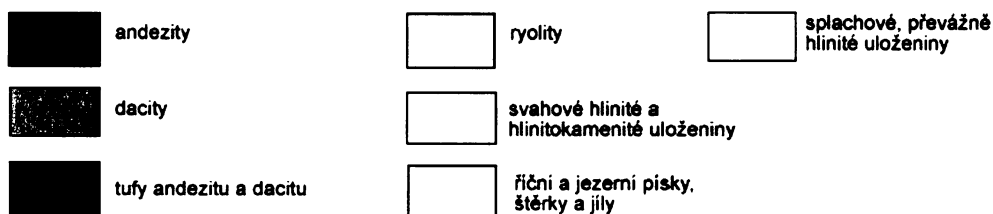
2. 3. Geologie

Z geologického hlediska náleží celé území CHKO Křivoklátsko k tzv. tepelsko-barrandienské jednotce, jejíž centrální část zahrnující spodní paleozoikum a okolní starohorní podklad se tradičně označuje jako Barrandien. Na území CHKO vystupují tři základní geologické jednotky: (1) nemetamorfované až slabě metamorfované usazené a vulkanické horniny svrchních starohor (neoproterozoika), (2) nadložní mořské usazeniny skryjsko-týřovického středního kambria, (3) svrchnokambrické subaerické vulkanity křivoklátsko-rokycanského pásma (Stárková et Waldhausrová 2004).

Studované území náleží do křivoklátsko-rokycanského pásma, které je tvořeno sopečnými horninami kambrického stáří, táhnoucími se z jižního okolí Skryjí podél pravého břehu Berounky až do okolí Zbečna (Český geologický ústav 1997). Na rozdíl od kambrických sedimentů skryjsko-týřovické oblasti, které se usadily v moři, probíhala sopečná činnost na pevnině. Na počátku sopečné činnosti se vylévaly kyselé dacity, později nabývaly převahy tmavošedé bazičtější andezity, které nyní převažují v pásmu táhnoucím se blíže k Berounce. V další fázi byly vystřídány stále kyselějšími horninami – dacity, ryodacity a ryolity. Během svrchního devonu a spodního karbonu (před cca 380–345 milióny let) byly všechny geologické jednotky na Křivoklátsku (včetně starohorního podkladu) zvrásněny a porušeny zlomy během tzv. variského vrásnění (Stárková et Waldhausrová 2004). Vzniklé pukliny v andezitech jsou místy vyhojeny CaCO_3 , což poskytuje vhodná stanoviště pro vápnomilnou vegetaci, především pro společenstva s pěchavou vápnomilnou a lomikamenem vždyživým (Kolbek et al. 1999b).

V důsledku několikafázové deformace (kadomské vrásnění, variské vrásnění) jsou úložné poměry horninových těles v CHKO Křivoklátsko velmi komplikované, neboť původně horizontálně uložené vrstvy mají různou orientaci (směr a sklon) (Stárková et Waldhausrová 2004). To má význam z hlediska stanovištních poměrů především na svazích. V případě, že je sklon vrstev zhruba rovnoběžný se sklonem svahu, je omezen vsak srážek a těžko se vytváří mocnější půdní kryt, zatímco tam, kde vrstvy protínají povrch svahu kolmo nebo pod velkým úhlem, zasakují srážky do mezivrstevních spár, kde se snadno uchycuje vegetace včetně stromů, mnohdy i na velmi strmých srážech (Kolbek et al. 1999b).

Ačkoliv celá oblast křivoklátsko-rokycanského pásma vykazuje značnou geologickou pestrost, cílové lokality se nachází převážně na dvou typech podloží – andezity a dacity, případně ještě ryolity, které ale nezasahují na studované lokality (pouze okrajové lokality – viz dále) (obrázek 4).



Obrázek 4: Geologické poměry studovaného území, 1: 50 000 (Český geologický ústav 1997). Modře vyznačeny všechny vymapované lokality (včetně okrajových lokalit – viz dále).

2. 4. Geomorfologie

Současný členitý reliéf je odrazem horninově pestré geologické stavby a dlouhého a složitého vývoje v minulosti. Teprve na začátku kvartéru vznikly skalnaté údolní zářezy, které propůjčily křivoklátské krajině její dnešní členitý vzhled. Odnosné pochody, působící v drsném klimatu ledových dob, odkryly čerstvý skalní podklad nejen v údolích vodních toků, ale modelovaly i terén podle různé odolnosti hornin. Mimořádně odolné buližníky i kambrické vulkanity a ordovické křemence proto vytvořily skalnaté vrcholy zpestřující zejména jižní část Křivoklátska, která také díky zahlubování údolí nabyla vrchovinný charakter (Kolbek et al. 1999b).

Geograficky přísluší celé území Křivoklátska k soustavě vrchoviny Berounky, podsoustavě Brdská vrchovina. V její severozápadní části se rozkládá Křivoklátská vrchovina,

pro jejíž reliéf je charakteristická existence krátkých hřbetů a hlubokých údolí potoků (Demek et al. 1965). Ta je dále dělena Berouňkou na severní Lánskou pahorkatinu a jižní Zbirožskou vrchovinu, které lze ještě dále členit. Z hlediska studované oblasti stojí za zmínku Vlastecká vrchovina náležící do Zbirožské vrchoviny. Její reliéf je výrazně členitý s četnými hřebeny a sukami. Údolí, zejména při severozápadním omezení vrchoviny (včetně údolí Berouňky), jsou úzká, hluboká a bohatě větvená (Český geologický ústav 1997).

Na terénní tvary modelované mladým kvartérním odnosem se váží dva významné ekologické fenomény, které podstatně zvyšují stanovištní diverzitu i druhové bohatství Křivoklátska. Jedná se o říční a vrcholový fenomén, na jejichž kombinaci je vázán výskyt otevřených plošek s xerothermními společenstvy a keřovými lemy označovaných jako pleše (Kolbek et al. 1999b).

2. 5. Půdy

Vyzrálým a velkoplošně zastoupeným půdním typem Křivoklátska je středoevropská hnědozem, avšak ostrůvkovitě se zde vyskytují i jiné typy půd, jejichž vlastnosti jsou výrazně ovlivněny místním vodním režimem nebo reliéfem. Z hlediska výskytu flóry i vegetace mají prvořadý význam mělké humózní A/C půdy na čerstvých horninách. Typické půdy skalních stepí na kyselých horninách jsou rankery, které vystupují na skalnatých stráních ve velkých údolích, především na Berounce. Jejich úživnost se řídí minerální silou výchozích hornin. Na kambrických andezitech a dacitech, tedy horninách vyskytujících se na studovaných lokalitách, se nachází středně úživné typy rankerů (Kolbek et al. 1999b). Podle stupně vývoje můžeme rozlišovat šedý ranker s mulovým moderem hostící Tařicová skalní společenstva (*Alyso-Festucion pallentis*), na vývojově pokročilejším hnědém rankeru se jako přirozená společenstva vyskytují Břekové, popřípadě Smolnickové doubravy (*Sorbo-Quercetum*, *Viscario-Quercetum*) (Kolbek et al. 1997).

2. 6. Klima

Křivoklátsko spadá do mírně teplé a mírně suché klimatické oblasti, okrsku MT 11 (Quitt 1971), charakterizované dlouhým, suchým a teplým létem, krátkým přechodným obdobím s mírně teplým jarem a podzimem, krátkou, mírně teplou a velmi suchou zimou s krátkým trváním sněhové pokrývky. Průměrné roční teploty jsou 7–8°C. V kaňonovitých partiích údolí se projevuje teplotní inverze, což podmiňuje zvrát vegetačních pásem (Kolbek et al. 1997). Na stanovištích skalních ostrožen s teplomilnou bylinnou vegetací nebo

reliktními bory se výrazně zvyšuje v radiačních dnech výpar i teplota oproti okolním lesním porostům (Kolbek et al. 1997).

Oblast se nachází na okraji srážkového stínu Krušných hor (Hůla et Štěpánek 1996). Průměrné roční srážky jsou 500–600 mm (pro Velkou Pleš 550–580 mm), ve vegetačním období spadne však jen 350 mm srážek (Vesecký et al. 1958, sec. Kolbek et al. 1997). Území proto patří do suché oblasti Čech. Nízká vlhkost na stepních stanovištích je způsobena nejen nízkými srážkami, ale také vysoušením půdy větrem, výparem způsobeným nadměrným osluněním a přehřátím skalního podkladu a půdy, sklonem (většina srážkové vody steče po strmém skalnatém podkladu). Převládající směr větru je západní a jihozápadní (Vesecký 1961), což má význam pro vytváření nádeštných poloh a kondenzaci mlh (Kolbek et al. 1997).

2. 7. Fytogeografie

Studované lokality leží v oblasti mezofytika ve fytogeografickém okrese 32, Křivoklátsko. Je to oblast květeny a vegetace odpovídající temperátnímu pásmu ve středoevropských podmínkách oceanity (Skalický 1988). Z hlediska biogeografického členění náleží oblast do Křivoklátského bioregionu (Culek 1996).

Členitý reliéf Křivoklátska podmiňuje výskyt značně termicky a vlhkostně odlišných ekotopů a jejich značnou diverzitu umocněnou jejich maloplošností, která umožňuje migraci druhů (Mladý 1990). Osou území je hluboké údolí Berounky, ve kterém se na převládajícím skalním podkladu s členitým reliéfem vhloubeným do proterozoické paroviny vyskytují ekotopy s extrémními stanovištními podmínkami. Patří k nim skalní kulisy a ostrožny orientované většinou k jihu, vzácně i k severu a chladové kotliny v údolích potoků. Uplatňuje se zde výrazně zvrát vegetačních stupňů: termofyta jsou rozšířena na vrcholových částech terénních útvarů, zatímco montánní typy jsou soustředěny v dolních částech svahů a při dnech inverzních roklí (Kolbek et al 1997).

Většinu území dosud zaujímají lesní porosty, z nichž mnohé si zachovaly přirozený charakter. Z klimaxových vegetačních typů převládají ve studovaném území subxerothermní doubravy. Z nelesních prvků je nápadná koncentrace xerothermních taxonů společenstev skalních štěrbin a pionýrských skalních společenstev jižních svahů na silikátových substrátech. Naopak bylinná xerothermní společensteva karbonátových substrátů se vzhledem k převládajícímu podkladu vyskytují jen ve fragmentech (Petříček et Kolbek 1990).

2. 8. Historie využívání území a zásadní vlivy lidské činnosti v minulosti

I přes zachovalá přírodní společenstva je studované území také dokladem lidských činností v minulých stoletích. V území leží zřícenina hradu Týřov pocházejícího ze 13. století. Je zcela zřejmé, že okolí hradu bylo dlouhé období pod vlivem různých lidských činností. Okolní lesy byly jistě využívány pro získávání stavebního a otopového dřeva a také pro pastvu dobytka (Durdík 2001). Dobové rytiny ještě z počátku 19. století a fotografie z počátku 20. století ukazují zříceninu hradu s pastvinami a loukami v okolí (Bednařík et Vinklát 2004). Dále také Blažková (1996) zaznamenala z vyprávění pamětníků stav přírodního prostředí a hospodářského využití okolí Skryjí ve dvacátých a třicátých letech minulého století. Pleše byly tehdy využívány jako zdroj píce pro dobytek a pravděpodobně i k nahodilé pastvě.

Na soutoku Úpořského a Prostředního potoka stávala počátkem 19. století manufaktura na zpracování javorového sirupu. Výroba po dvou letech zanikla a později sloužila budova lesnímu provozu. Dnes jsou zde pouze zbytky základů. Po celém území rezervace je možné nalézt milířiště, dokládající využívání lesních porostů ve středověku (Moucha et al. 2003).

Jedním ze zásadních vlivů na vývoj území ve 20. století byl vysoký stav spárkaté zvěře. V roce 1935 byla na sousedním Zbirožském panství vysazena mufloní zvěř. Ta se postupně rozšířila i na Týřov. Na botanicky nejhodnotnější částech rezervace je v současné době tlak zvěře neúnosný. Dochází ke zvyšování eutrofizace substrátu a následkem toho k zarůstání nitrofilními druhy, které vytlačují původní konkurenčně slabší druhy. Další negativní působení zvěře je okus a narušování půdního povrchu spárky, což zesiluje erozi a umožňuje ecesi na stanovišti nepůvodních ruderalních druhů, např. *Rubus* spp. (Moucha et al. 2003). Vlivem mufloní zvěře na ohrožená společenstva na Týřovické skále se podrobně zabýval Kolbek (1996). Autor zjistil, že v důsledku devastace muflony dochází k celkovému ochuzení až úplnému zničení vzácných společenstev – společenstvo *Antherico-Callunetum* již bylo zničeno a společenstva *Pulsatillo-Festucetum* a *Polytricho-Scleranthetum* jsou na ústupu.

Určitý vliv na vývoj území měla také rekreace a turistika. V minulém století byl zvýšený zájem o území spojený s rozvojem chatových osad. Dnes je přístupná pouze cesta ze Skryjí na zříceninu Týřova.

3. Metodika

3. 1. Sběr dat

3. 1. 1. Vymezení studovaných lokalit

Všechna data pocházejí z terénního výzkumu, mapových podkladů a historických leteckých snímků. Nejprve bylo nutné vymezit zájmové lokality, tzv. pleše. K tomuto účelu mi posloužila Mapa potenciální přirozené vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et Moravec 1995), kde díky velké zachovalosti křivoklátské přírody většina jednotek odpovídá skutečnosti. Za pleše lze považovat ty lokality, které v této mapě představují jednotky: Břeková doubrava (*Sorbo-Quercetum*, SQ), Kamejková doubrava (*Lithospermo-Quercetum*, LiQ), Smolničková doubrava (*Viscario-Quercetum*, VQ), Tařicová skalní společenstva (*Alyso-Festucion pallentis*, AF). Po terénní pochůzce jsem zjistila, že většinu takto vymapovaných jednotek mohou považovat za zájmové lokality, avšak dále se ukázalo, že v této mapě nejsou zaneseny menší lokality, které svým charakterem odpovídají definici pleší. Za zájmové lokality proto považuji všechny otevřené plochy nebo plochy s pokryvností stromového patra menší než 30%, jejichž výskyt je podmíněn kombinací vrcholového a říčního fenoménu, expozicí, klimatem, geologickými a půdními poměry. Ačkoliv pleše patří mezi nejzachovalejší stanoviště Křivoklátska vzhledem ke své špatné přístupnosti a nepatrným možnostem využití, nelze však v minulosti vyloučit jejich ovlivnění lidskou činností. Jsou to lokality, které by byly v rámci mapování pro soustavu Natura 2000 mapovány jako jednotky T3.1, T4.1, T5.5, T8.1.B, S1.2, S1.3, S2.B na základě Katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2001).

3. 1. 2. Terénní sběr dat

Na takto vymezených lokalitách jsem vytvářela celé druhové soupisy. Každou lokalitu jsem prošla několikrát všemi směry, tak abych nevynechala žádný prostor a zaznamenala všechny druhy, které zde rostou (absence či prezenze druhu). Ve studovaném území jsem celkem vymapovala a zaznamenala druhové složení na 110 lokalitách nacházejících se na svahu Vysokého vrchu (směrem od zříceniny Týřov k vrcholu a na jeho protáhlém jižním svahu) a na jižně orientovaných svazích v údolí Úpořského potoka. Pro účely výpočtů některých parametrů prostředí (viz dále) bylo vymapováno ještě dalších 9 lokalit (Týřovické skály a tři lokality v blízkosti Broum), které však do žádných analýz nevstupují. Rozmístění všech vymapovaných lokalit zachycuje příloha 5. Všechny lokality jsem navštívila dvakrát ročně (v období od konce dubna do srpna 2005–2008), abych tak zaznamenala jarní a letní

aspekt. Celkem bylo zaznamenáno 296 druhů cévnatých rostlin, pro zde prezentované analýzy jsem však použila pouze 194 „stepních“ druhů (viz níže). Názvosloví je převzato z Kubát et al. (2002).

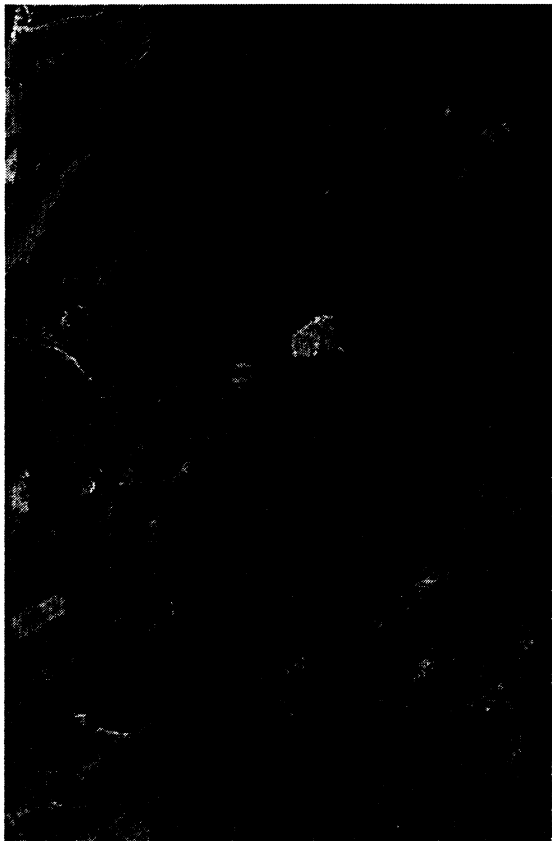
Během terénního výzkumu se ukázalo, že některé druhy rostou nejen na pleších, ale i v okolním lese. Byly to např. *Alliaria petiolata*, *Anthriscus sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Campanula trachelium*, *Hieracium murorum*, *Silene nutans*. Vzhledem k tomu, že uvažuji o pleších jako o místech s vegetací výrazně odlišnou od vegetace okolních lesů, rozhodla jsem se tyto lesní druhy z analýz vyloučit. Pro účely vyřazení lesních druhů z analýz byl vytvořen soupis druhů, které se vyskytují v okolí studovaných lokalit (pouze v rámci studovaného území) a tyto druhy byly označeny jako lesní. Následně pak ty druhy, které se vyskytovaly jak v okolních lesích, tak na pleších, byly z druhových soupisů vytvořených na pleších vyloučeny a do analýz pak vstupovaly jen druhy nelesní („stepní“) (tzn. jen ty, které ve studovaném území rostou jen na otevřených lokalitách, ale ne v lese). Seznam lesních druhů vyloučených z analýz zachycuje příloha 2. Ačkoliv mohou mít lesní druhy v některých případech významnou výpovědní hodnotu, například o míře zarůstání lokalit nastupujícím lesem, lesními druhy se v této práci dále zabývat nebudu, jelikož hlavním předmětem studia je vliv fragmentace krajiny na „stepní“ vegetaci/druhy.

Na každé lokalitě jsem měřila souřadnice zeměpisné polohy pomocí GPS, které následně posloužily k zakreslení lokalit do GIS a k vypočtení parametrů prostředí – plocha, vzdálenost mezi lokalitami a z toho jejich izolovanost. Po propojení s modelem terénu (digitální mapy vrstevnic poskytla Správa CHKO Křivoklátsko) byl vypočten sklon, orientace a potenciální přímá radiace (viz níže). Pro korekci potenciální přímé radiace jsem měřila pomocí sklonoměru výšku horizontu nad rovinou, jelikož je každá lokalita obklopená lesem a stín od okolních stromů ovlivňuje osluněnost dané lokality. Vliv zastíněnosti jsem měřila pro každou lokalitu v osmi směrech. Dále jsem zaznamenávala informace o charakteru dané pleše. Na základě různé hloubky půdy na lokalitách jsem vymezila 4 kategorie – skála, mělká půda, hlubší půda a suť. Na každé lokalitě jsem pak zaznamenala procentuelní zastoupení jednotlivých kategorií. Současně jsem lokalitu přiřadila k převažujícímu typu podle hloubky půdy (příloha 3 a 7).

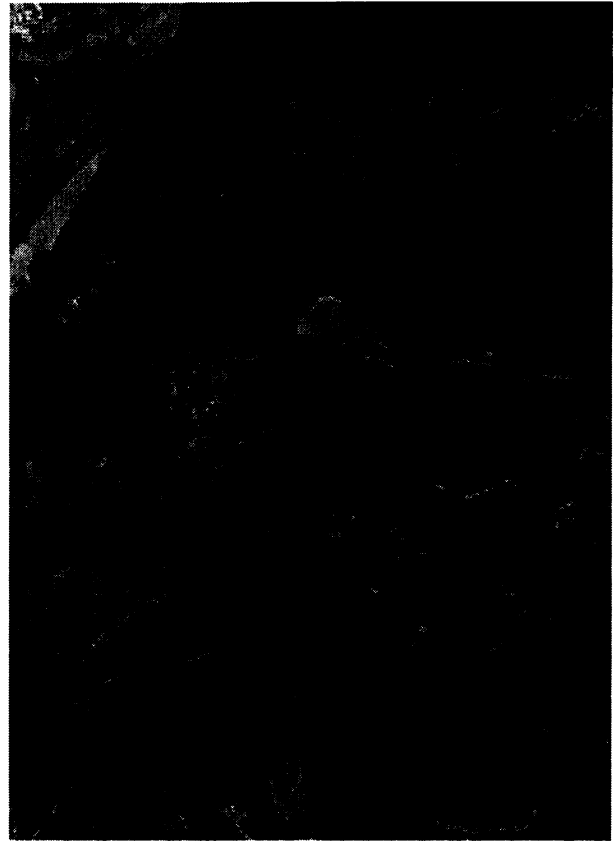
3. 1. 3. Historická data

Dalším zjišťovaným parametrem je historický stav lokalit. Historií zde rozumím jak staré jsou lokality a co na nich bylo v minulosti (zda a jak velká část lokality byla pleší i v minulosti), jak byly tyto lokality velké a propojené v minulosti a jak velká plocha bezlesí se vyskytovala v jejich okolí. K zodpovězení této otázky jsem předpokládala využívání informací ze starých map a leteckých snímků. Ačkoliv využití dat ze starých map se jeví jako jednodušší a lépe dostupné, pro účely této práce je zcela nedostačující. Prozkoumáním starých map (SMO) z padesátých (1951–1953) a osmdesátých (1980–1985) let 20. století (poskytnuté Ústředním archivem Českého ústavu zeměměřičského a katastrálního) jsem totiž zjistila, že na žádné z těchto map není zanesena jakákoliv informace o výskytu bezlesí, ačkoliv by se dalo předpokládat, že tam jistě nějaké bylo. Jedinou dostupnou informací je zaznamenání výskytu skal ve studovaném území na mapách z osmdesátých let. Lze předpokládat, že na výskyt skal bude vázán i výskyt pleší. Tato informace však není dostačující a proto tyto materiály nelze použít.

Z tohoto důvodu jsem se rozhodla jako zdroj historických dat používat jen staré letecké snímky a to z roku 1938, 1973, 1988 a 2000, které mi byly poskytnuty Správou CHKO Křivoklátsko a Vojenským geografickým a hydrometeorologickým úřadem v Dobrušce. Data z těchto let používám proto, že letecké snímky studovaného území ve starším období (od třicátých do sedmdesátých let) jindy vytvořeny nebyly, v období od sedmdesátých let do současnosti jsem vybrala snímky tak, aby jednak pokrývaly celou studovanou oblast (v některých obdobích byla zachycena jen část studovaného území) a aby byly přibližně rovnoměrně zachyceny různé časové řezy. Využití leteckých snímků z těchto období je výhodné také proto, že poskytne představu o historické struktuře krajiny před a po transformaci zemědělství, která proběhla v několika vlnách od poloviny padesátých let do konce let sedmdesátých a měla zásadní vliv na strukturu celé české krajiny. Ačkoliv krajina studovaného území nikdy nepředstavovala zemědělsky využívanou plochu a tudíž ani touto transformací pravděpodobně příliš ovlivněna nebyla, přesto i zde byl vliv člověka na strukturu krajiny zřejmý, což dokládá např. Blažková (1996) z vyprávění pamětníků. Ze srovnání historických leteckých snímků se snímky současnými je patrné, že rozmístění bezlesí zhruba odpovídá dnešnímu, ale je možné zachytit určité rozdíly, především ve velikosti a počtu bezlesých ploch (obrázek 5).



A) 1938



B) 1973

Obrázek 5: Historická struktura části studovaného území – A) rok 1938, B) rok 1973.

3. 1. 4. Změna druhového složení v nedávné minulosti

V posledních několika desetiletích došlo k zavlečení ruderalních druhů na nepůvodní místa, tedy i na pleše, a proto je zajímavé se podívat, jak závisí jejich výskyt na charakteristice konkrétní lokality. Na základě práce Chytrý et Tichý (2003) byla stanovena určitá společenstva charakteristická pro stanoviště pleší (viz tabulka 1). Každý zaznamenaný druh byl následně přiřazen dle typického výskytu k určitému společenstvu a to na základě práce Chytrý et Tichý (2003), chybějící údaje byly doplněny z Moravec et al. (1995), Květeny ČR (Hejný et Slavík 1988, 1990, 1992, Slavík 1995, 1997, 2000, 2004) a Katalogu biotopů (Chytrý et al. 2001). Druhy, které nepatří do společenstev popsanych z pleší, tedy druhy nehodící se svým výskytem na pleše, byly označeny jako druhy ruderalní. Druhy lesní byly odfiltrovány již předem (viz výše). Společenstva nelesních druhů vyskytujících se na pleších zachycuje tabulka 1.

Tabulka 1: Společenstva nelesních druhů vyskytujících se na pleších (dle Chytrý et Tichý 2003).

| společenstva pleši | ruderální společenstva |
|-------------------------------------|---------------------------------|
| <i>Asplenetea trichomanis</i> | <i>Epilobietea angustifolii</i> |
| <i>Thlaspietea rotundifolii</i> | <i>Chenopodietea</i> |
| <i>Nardo-Callunetea</i> | <i>Artemisietea vulgaris</i> |
| <i>Sedo-Scleranthetea</i> | <i>Secalietea</i> |
| <i>Festuco-Brometea</i> | |
| <i>Trifolio-Geranietea</i> | |
| <i>Rhamno-Prunetea</i> | |
| <i>Quercion pubescenti-petraeae</i> | |
| <i>Quercetea robori-petraeae</i> | |
| <i>Dicrano-Pinion</i> | |

Dále byly pro tento účel využity inventarizační průzkumy NPR Týřov (Knížetová 1975, Kučera et Mannová 1994) a Květena Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et al. 2001a), na základě nichž byly stanoveny druhy, které přibýly oproti minulosti. Nelze stanovovat, které druhy ubyly, jelikož inventarizační průzkumy stejně jako práce Kolbek et al. (2001a) zachycují i druhy nevyskytující se na pleších. Absence či prezenze taxonu v minulosti byla vztažena k jeho výskytu na lokalitách dnes a také k charakteristice, zda je druh ruderální či ne.

Dalším studovaným parametrem jsou vlastnosti druhů. K tomuto účelu byly využity informace z Kubát et al. (2002), informace z databáze vlastností druhů BiolFlor (web 1) a Ellenbergovy indikační hodnoty (Ellenberg et al. 1991). K ruderálním druhům byly doplněny informace o jejich původu a invazibilitě podle Pyšek et al. (2002b). Studované vlastnosti zachycuje tabulka 2. Tato část je z hlediska předkládané práce okrajová a má pouze informativní charakter.

Tabulka 2: Studované vlastnosti druhů.

| Ellenbergovy indikační hodnoty | | životní forma | další vlastnosti | |
|---------------------------------------|-------------------|----------------------|-------------------------|------------------------|
| L | světlo | F | fanerofyt | výška průměr (m) |
| T | teplo | CH | chamaefyt | kvetení od (měsíc) |
| C | kontinentalita | H | hemikryptofyt | délka kvetení (měsíce) |
| M | vlhkost | G | geofyt | CSR strategie |
| R | půdní reakce – pH | T | terofyt | opylení: hmyz/vítr |
| N | zásobení dusíkem | | | archofyt/neofyt |
| | | | | invaze ano/ne |

3. 2. Zpracování dat

Pro výpočet parametrů prostředí – plocha a historický překryv ploch, vzdálenost, izolovanost, sklon a orientace, geologie – byl použit program ArcGIS 9.1 (ERSI 2004) a ArcGIS 9.2 (ERSI 2006). Ortorektifikace historických leteckých snímků byla provedena v programu PCI Geomatics 10.0 (PCI Geomatics Enterprises 2006). Jejich další zpracování bylo provedeno v programu Definiens Professional 5.0.6.1 (Definiens AG 2006) a následně v ArcGIS 9.2 (ERSI 2006). Statistické zpracování dat bylo provedeno v prostředí programů S-plus 4.6 (jednorozměrné analýzy) (MathSoft 1999) a CANOCO for Windows 4.5 (mnohorozměrné analýzy) (Ter Braak et Šmilauer 2002). Matice podobnosti druhového složení byla vypočtena v programu Statistica 7.0 (StatSoft 2004). Při statistickém zpracování je za signifikantní považován výsledek s p-hodnotou nižší než 0,05.

3. 2. 1. Příprava historických dat

3. 2. 1. 1. Ortorektifikace

Proto, aby bylo možné s leteckými snímky dále pracovat, bylo nutné provést jejich ortorektifikaci v programu PCI Geomatics 10.0 (PCI Geomatics Enterprises 2006). Pro její přesné provedení je nutné znát alespoň konstantu komory, která udává výšku letu, a souřadnice rámových značek, z nichž lze určit velikost snímku a vzdálenost k souřadnici hlavního snímkového bodu (tj. střed leteckého snímku [0;0]). Tyto hodnoty by měly být uvedeny v protokolu kamery, ale zejména u starých leteckých snímků – a to je i můj případ – protokol často chybí. Konstantu komory se mi podařilo vyčíst přímo z leteckého snímku. Pro zjištění hodnot souřadnic rámových značek jsem použila Adobe Photoshop 9.0, z něhož bylo možné určit vzdálenost mezi jednotlivými rámovými značkami a následně pak v programu PCI Geomatics vypočíst jejich souřadnice. Pro umístění snímků do souřadného systému je dále nutné určit prvky vnější orientace. To jsou jednak vlíčovací body, pro které je nutné znát jejich přesnou zeměpisnou polohu a nadmořskou výšku (pro tyto účely jsem použila ortofotomapy z roku 2000 (poskytl Zeměměřičský úřad), ke kterým jsem získala informace o nadmořské výšce z katastrálních map 1: 10 000 (Český úřad zeměměřičský a katastrální 2004)); a dále spojovací body (jejich použití má smysl jen při rektifikaci více leteckých snímků), které musí představovat vždy stejný bod na více snímcích a poskytnou tak správné propojení a orientaci leteckých snímků. Následně je možné vytvořit digitální model terénu ze stereodvojic leteckých snímků, který je nutný pro vlastní tvorbu ortofot. V případě starých leteckých snímků většinou jeden snímek z této dvojice chybí (nebo nebyl vůbec vytvořen), díky tomu se tímto způsobem vytvoří digitální model terénu pro jen asi z 30% se překrývající

části jednotlivých leteckých snímků, což není dostačující pro další použití z něj vytvořených ortofot. Z tohoto důvodu bylo nutné jako digitální model terénu použít digitální mapy vrstevnic (převedeny do rastru v ArcGIS 9.2), které pokrývají celé zájmové území a umožní tak vytvoření ortofot z celých leteckých snímků.

3. 2. 1. 2. Klasifikace

Klasifikace ortofot vzniklých z leteckých snímků byla provedena v programu Definiens (dříve eCognition) (Definiens AG 2006) v Botanickém ústavu AVČR v Průhonických. Definiens provádí klasifikaci krajiny/porostu na základě hodnot pixelu jednotlivých kanálů (to ostatně provádí i jiné programy schopné klasifikace, nevýhodou však je, že mám k dispozici pouze černobílé snímky, u nichž je jen jeden kanál s maximálně 256 hodnotami, což v jiných programech hodně omezuje). Program Definiens je však schopen pracovat i se strukturou a texturou klasifikovaných objektů, a proto je výhodné černobílé snímky zpracovávat právě v tomto programu (Wild, ústní sdělení). Výsledkem měla být klasifikovaná krajina rozlišená na několik kategorií – např. porosty zapojené, rozvolněné lesy, bezlesí a podobně. Jednotlivé klasifikované kategorie tak měly posloužit k výpočtu plochy bezlesí v různých obdobích (rok 1938, 1973, 1988, 2000) a současně poskytnout informaci o množství prosvětleného lesa, který jednak mohl postupným proředováním v dalším období přejít až v bezlesí nebo naopak třeba lesem právě zarůstal. Jelikož se snímky z různých období značně liší jednak svojí kvalitou a rozsahem odstínů šedi, tak také různě zapojenými lesními porosty, nebylo možné jednoduše nastavit parametry tak, aby se vymeziply příslušné kategorie. Ke každému snímku bylo nutné přistupovat individuálně a to i v rámci jednoho roku (i zde se projevily rozdíly mezi snímky). Jelikož klasifikace na více kategorií nebyla z těchto důvodů příliš možná, případně by byla značně nepřesná, rozhodla jsem se klasifikovat krajinu pouze na les a bezlesí.

Klasifikace leteckých snímků probíhala na dvou úrovních. Nejprve byla provedena segmentace každého leteckého snímku na větší celky na základě odstínu šedi (hodnoty pixelu), tvaru a kompaktnosti jednotlivých segmentů. Ručně byly vybrány pouze ty segmenty, kde bylo zřejmé, že se zde vyskytovalo alespoň nějaké bezlesí (v každém případě byly zahrnuty segmenty, na nichž se vykytují studované lokality v současné době). V takto vybraných segmentech byla následně provedena klasifikace na nižší úrovni, přičemž hodnoty klasifikačních parametrů byly u každého snímku nastaveny odlišně, aby co nejlépe vymeziply bezlesí v daném snímku. Klasifikace byla provedena opět na základě odstínu šedi, tvaru a kompaktnosti menších segmentů, u snímků z roku 1988 byly odfiltrovány také světlé plochy,

kteřé byly příliš protáhlé (důsledek horší kvality leteckého snímku). Ačkoliv byly klasifikační parametry nastaveny co možná nejlépe, přesto bylo nutné takto vymezené segmenty zkontrolovat a ručně upravit jejich plochu a tvar, aby odpovídaly skutečnému bezlesí v dané době. Dodatečné úpravy takto vymezeného bezlesí byly provedeny v ArcGIS 9.2, kde byly následně počítány parametry charakterizující historickou strukturu krajiny (viz dále).

3. 2. 2. Výpočet parametrů prostředí

3. 2. 2. 1. Současné faktory

Nejprve bylo nutné zanést souřadnice zeměpisné polohy (zjištěné pomocí GPS) v programu ArcGIS 9.1 (ERSI 2004) do mapy. K tomuto účelu jsem použila ortofotomapy 1: 10 000 cílového území zapůjčené z Geoportálu Cenia (součástí balíku ArcGIS), které byly pořizovány v období 2004–2006. Data se následně zobrazila jako rohy lokalit na ortofotech. Tyto body jsem spojila do polygonů (tvar lokalit jsem korigovala také na základě ortofota), které představují jednotlivé lokality a spočítala jsem jejich plochu. Vypočtené hodnoty plochy byly použity při mnohorozměrných i jednorozměrných analýzách.

Pro výpočet sklonu a orientace bylo nutné naimportovat do programu ArcGIS 9.1 (ERSI 2004) ještě digitální mapy vrstevnic (poskytla Správa CHKO Křivoklátsko), které byly převedeny do rastrového formátu a tak vytvořen digitální výškový model terénu. Velikost buněk, pro které byly hodnoty počítány, jsem zvolila 5×5 m, jelikož cílové lokality jsou poměrně malé. Z vypočtených hodnot sklonu a orientace jsem použila medián, minimum a maximum pro další zpracování – výpočet potenciální přímé radiace. Hodnoty sklonu byly použity také pro vlastní mnohorozměrnou a jednorozměrnou analýzu.

Výpočet relativních hodnot potenciální přímé radiace na stanovišti byl proveden v příslušném programu (web 2). Pro každé stanoviště byly vypočteny hodnoty radiace (v tomto pořadí) pro 21. prosinec, 21. leden, 21. únor, 21. březen, 21. duben 21. květen a 21. červen. Krom sklonu a expozice každé lokality jsem zadala také údaje o výšce horizontu nad rovinou v osmi směrech, což poskytne přesnější údaje o radiaci na lokalitách s ohledem na jejich zastínění okolními předměty (zejména stromy nebo skálou).

Podkladem pro výpočet geologie cílových lokalit byla geologická mapa CHKO Křivoklátsko (Český geologický ústav 1997), která byla digitalizována a v ArcGIS 9.1 (ERSI 2004) georeferencována. Každá lokalita tak byla přiřazena k určitému typu geologického podloží – andezity nebo dacity. Měřítko použité geologické mapy je 1: 50 000.

V programu ArcGIS 9.1 (ERSI 2004) byly dále vypočteny souřadnice středů každé lokality, které následně posloužily pro výpočet matice párových vzdáleností. Tyto párové

vzdálenosti mezi lokalitami a plocha daných lokalit byly použity pro výpočet izolovanosti. Pro účely této práce je izolovanost definována jako suma podílu velikosti okolních lokalit (v okruhu o poloměru 500 m) a druhé mocniny vzdálenosti lokality, pro níž izolovanost počítáme, od všech ostatních lokalit v okruhu o poloměru 500 m a nabývá stejných hodnot pro všechny druhy, nezávisle na přítomnosti či nepřítomnosti druhu na lokalitě (dle Tremlová-Blažková 2005). Pro výpočet byl použit tento vzorec:

$$I_i = \sum_{j=1}^n \frac{S_j}{d_{ij}^2}$$

I_i = izolovanost lokality i

i = lokalita, pro níž izolovanost počítáme

j = ostatní lokality v okruhu o poloměru 500 m kolem lokality i

n = počet všech lokalit v okruhu o poloměru 500 m

S_j = plocha lokality j (m²)

d_{ij} = vzdálenost lokality i od všech ostatních lokalit j (m)

Území, ve kterém práce probíhala, nelze ze všech stran vymezit tím, že se tam pleše již nevyskytují. Studované lokality se nachází na svahu Vysokého vrchu, který je částečně oddělen od dalších míst nelesní vegetace lesními porosty, a na svazích v údolí Úpořského potoka. V okolí proto byly vymapovány ještě další lokality „stepní“ vegetace, které se vyskytují v dosahu 500 m k nejbližší studované lokalitě, jelikož mohou představovat významný zdroj šíření diaspor „stepních“ druhů. Tyto okrajové lokality (jedná se o Týřovické skály a tři lokality v blízkosti Broum) do analýz nevstupují, byly pouze zařazeny do výpočtu izolovanosti studovaných lokalit a nebyl na nich prováděn žádný výzkum. Západní hranici území tvoří řeka Berounka, čili zde není nutné okrajové lokality uvažovat, to samé platí také pro severní svahy údolí Úpořského potoka, na nichž se pleše nevyskytují. Izolovanost jsem počítala pro 119 lokalit a výsledné hodnoty ze 110 studovaných lokalit jsem použila v příslušných analýzách.

Izolovanost je arbitrární číslo, které udává jak velké a vzdálené lokality má kolem sebe každá lokalita. Je to vlastně „hmota“ okolních lokalit vážená vzdáleností. Čím je hodnota izolovanosti nižší, lokalita je více izolovaná (Tremlová-Blažková 2005). Opakem izolovanosti je pro účel této práce označována spojitost lokalit, což je používáno v některých grafech.

Jako pomocné proměnné byly použity geografické souřadnice lokalit a jejich mocniny a součiny – x , y , x^2 , y^2 , $x*y$, které posloužily k odfiltrování vlivu prostorové polohy lokalit.

Pro lepší práci byly použité hodnoty upraveny na rozdíl mezi skutečnou hodnotou (např. $x = 49,973^\circ$) a minimální hodnotou (min pro $x = 49,964^\circ$) v území, takže se pohybují v rozmezí od 0 do 0,0163 pro x , respektive od 0 do 0,0352 pro y . Do analýz byly zahrnuty vždy jen souřadnice zvolené postupným výběrem proměnných při mnohorozměrných i jednorozměrných analýzách.

3. 2. 2. 2. Historické faktory

V programu ArcGIS 9.2 (ERSI 2006) byla nejprve vypočtena plocha a souřadnice středů jednotlivých lokalit v různých obdobích (1938, 1973, 1988, 2000), které posloužily k vypočtení dalších parametrů charakterizujících historickou strukturu krajiny. Jednotlivé historické mapové vrstvy byly překryty vždy s vrstvou současnou a pro každou současnou lokalitu tak bylo stanoveno, co se na ní vyskytovalo v minulosti (zda se na dnešních lokalitách vyskytovalo bezlesí vždy či tam někdy nebylo), dále byla vypočtena plocha překryvu každé současné lokality s každou historickou (v různých obdobích) a na základě toho vyjádřeno procentuelní zastoupení pleše na dnešní lokalitě v minulosti.

Pro každou současnou lokalitu byla vypočtena její historická izolovanost v různých obdobích a to stejným způsobem jako izolovanost současná (viz vzorec výše). Na základě souřadnic středů historických lokalit byla vypočtena matice párových vzdáleností každé současné lokality od každé historické lokality a to tak, že vždy hodnota vzdálenosti pro každou historickou lokalitu, která pravděpodobně představuje dnešní lokalitu, byla nahrazena nulou. Tyto párové vzdálenosti mezi současnými a historickými lokalitami a plocha historických lokalit byly použity pro výpočet historické izolovanosti.

Dalším studovaným parametrem je srovnání rozlohy jednotlivých lokalit v minulosti a dnes (vyjádřeno jako podíl plochy minulé a současné). To by mohlo být významné zejména pro lokality, které byly v minulosti malé a nyní jsou velké či naopak, nebo také pro lokality, které sice nemají žádnou společnou plochu s dnešní lokalitou, ale přitom se v její blízkosti vyskytovaly. Ke každé současné lokalitě jsem se proto snažila přiřadit nejbližší historickou lokalitu, pokud v jejím okolí nějaká existovala.

Pro každou současnou lokalitu byla dále vypočtena plocha bezlesí, které se vyskytovalo v jejím okolí a to v okruzích s poloměrem 30, 50, 100, 150, 200, 250 a 300 m. To jednak odráží skutečnou plochu bezlesí v krajině v různých obdobích, ale zejména se tak zachytí i bezlesé plochy, které se vyskytovaly v území pouze v minulosti a dnes zde již nejsou. Všechny vypočtené hodnoty charakterizující historickou strukturu krajiny v jednotlivých obdobích zachycuje příloha 4.

3. 2. 3. Statistické zpracování dat

3. 2. 3. 1. Druhové složení a podobnost lokalit

Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a lokalitami jsem použila unimodální nepřímou mnohorozměrnou analýzu DCA (graf 2, 3). Tuto techniku jsem zvolila proto, že analyzuji data typu absence/prezence a tudíž nelze v mých datech předpokládat lineární závislost. Jelikož unimodální techniky jsou citlivé na vzácné druhy, byla ve všech analýzách snížena jejich váha.

V případě grafu druhů (graf 2) bylo nutné snížit počet druhů z důvodu zvýšení přehlednosti a orientace v grafu. Jako vhodný počet se ukázalo asi 40 druhů, jelikož je to dostatečné množství k ukázání závislosti a graf je přitom přehledný. V případě grafu lokalit (graf 3) jsem provedla ještě reklasifikaci podle dodatečných dat o prostředí – typ lokalit (skála, mělká půda, suť, hlubší půda). V grafu se tak rozlišily čtyři kategorie lokalit podle hloubky půdy.

Pro zjištění korelace mezi vzdáleností jednotlivých lokalit od sebe a podobností druhového složení (vypočtena jako Eukleidovská vzdálenost pomocí modulu Clusterové analýzy v programu Statistika 7.0 (StatSoft 2004)) jsem použila Mantelův test, který počítá korelaci mezi těmito dvěma maticemi a následně provede permutační test, kde vypočítává náhodné korelační koeficienty po mnohonásobném promíchávání řádků a sloupců matic. Pro moje data předpokládám pozitivní korelaci obou matic, tzn. čím dál jsou lokality od sebe, tím se více liší ve druhovém složení, a proto jsem provedla jednostranný test. Na základě srovnání skutečné hodnoty korelačního koeficientu s korelačními koeficienty náhodně vypočtenými byla určena p-hodnota. Tato analýza byla provedena v PopTools 2.6 (Hood 2005).

3. 2. 3. 2. Potenciální přímá radiace lokalit

Jelikož vypočtením potenciální přímé radiace lokalit z mediánu, minima a maxima sklonů a orientací vzniklo velké množství hodnot, bylo nutné z nich vybrat jen ty důležité. K tomu mi posloužila lineární nepřímá mnohorozměrná analýza (PCA), do níž vstupovaly jednotlivé měsíce jako data o druzích (graf 4). Tabulka hodnot potenciální přímé radiace byla uspořádána tak, že všechny hodnoty radiace byly pro každou lokalitu řazeny do řádku a to tak, že nejprve zde byly všechny hodnoty vypočtené z mediánu pro jednotlivé měsíce, potom z minima a následně z maxima. Tato analýza umožnila zjistit, které měsíce spolu nejsou korelované, tzn. že jsou na sobě nezávislé a nejvíce vypovídají o charakteru osluněnosti daných lokalit. Ostatní měsíce nebudou dále uvažovány. Navíc tato analýza vypovídá také o vztazích mezi třemi typy hodnot potenciální přímé radiace lokalit, vypočtené z mediánů,

minima a maxima sklonů a orientací. Když jsou tyto tři hodnoty radiace vzájemně korelovány, potom mají všechny vypočtené hodnoty osluněnosti přibližně stejnou váhu a stačí uvažovat pouze jednu hodnotu, nejčastěji medián. Když naopak se tyto hodnoty významně liší, má cenu uvažovat o všech hodnotách osluněnosti pro danou lokalitu zvlášť.

3. 2. 3. 3. Výběr proměnných

Výběr velikosti okruhu s historickou plochou pleší

Jelikož byla vypočtena historická plocha bezlesí kolem každé současné lokality v různých velikých okruzích (poloměr 30, 50, 100, 150, 200, 250 a 300 m), bylo nutné z nich vybrat jen ty důležité. Pro každou proměnnou bylo vypočteno procento variability, kterou v datech vysvětlí a to jak pro druhové složení (pomocí analýzy CCA bez kovariát), tak pro počet druhů (lineární regrese). Dále byl ještě proveden postupný výběr proměnných. Do následných analýz byly vybrány ty proměnné, které vysvětlí nejvíce variability, byly vybrány v postupném výběru proměnných a jsou zároveň důležité jak pro druhové složení, tak i pro počet druhů na lokalitách (aby v mnohorozměrných i jednorozměrných analýzách vystupovaly vždy stejné proměnné).

Výběr sklonu

Stejným způsobem byl proveden také výběr hodnot sklonu (vybíráno z mediánu, minima a maxima sklonu).

3. 2. 3. 4. Druhové složení a parametry prostředí

3. 2. 3. 4. 1. Vzájemné vztahy mezi sledovanými parametry

Nejprve jsem chtěla získat představu o tom, jaký je vztah mezi jednotlivými současnými a historickými proměnnými. Začala jsem proto lineární nepřímou mnohorozměrnou analýzou PCA se standardizací a centrováním přes druhy, ve které jsem použila všechny současné i historické proměnné jako *species variables*. Tabulka 3 zobrazuje všechny zkoumané proměnné, které byly zahrnuty do analýz. Vztah mezi nimi pak zachycuje graf 6.

Tabulka 3: Studované současné a historické parametry, které vstupují do analýz.

| parametry | kategorie |
|--------------------------------------|-----------------------------------|
| charakter lokalit | skála+mělká půda+suť+hlubší půda |
| plocha | log plocha |
| izolovanost | log izolovanost |
| sklon | vybráno z: medián+maximum+minimum |
| radiace | vybráno z: prosinec až červen |
| geologie | andezity+dacity |
| historie pleše (překryv) | 1938, 1973, 1988, 2000 |
| historická izolovanost | 1938, 1973, 1988, 2000 |
| hist.plocha pleší ve zvoleném okruhu | 1938, 1973, 1988, 2000 |
| podíl plocha minulá/současná | 1938, 1973, 1988, 2000 |

3. 2. 3. 4. 2. Vliv jednotlivých současných a historických faktorů

Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a jednotlivými současnými faktory (charakter lokalit – procentuelní zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, plocha, izolovanost, sklon, radiace, geologie) a historickými faktory (historický překryv lokalit v různých obdobích, historická izolovanost, podíl historické a současné plochy pleší, historická plocha pleší ve vybraném okruhu) jsem použila unimodální přímou mnohorozměrnou analýzu CCA.

Nejprve jsem provedla analýzu prostorového uspořádání lokalit, kam vstupovaly souřadnice zeměpisné polohy x , y a všechny jejich kombinace, které byly průkazné v postupném výběru proměnných (postupný výběr proměnných byl proveden z hodnot x , y , x^2 , y^2 , $x*y$, za použití Monte Carlo testu se 499 permutacemi a s neomezeným typem permutací, $p < 0,05$). Prostorové uspořádání lokalit jsem použila ve všech následných analýzách pouze k odstranění prostorové variability z dat při zjišťování čistého vlivu jednotlivých proměnných. Ještě před započítáním analýz bylo nutné přepočítat hodnoty plochy lokalit i izolovanosti (včetně historické) do logaritmické škály (log plocha, log izolovanost), jelikož jsou poměrně velké rozdíly mezi velikostmi jednotlivých lokalit a plochy větších lokalit se jevíly jako odlehlé.

Ve všech analýzách jsem zkoumala vliv současných a historických faktorů na druhové složení s použitím kovariát a to tak, že jako kovariáty vystupují:

1. pouze geografické souřadnice (viz výše), abych tak odstranila nezajímavou variabilitu v datech danou pouze prostorovým uspořádáním lokalit v krajině;
- 2a. všechny současné proměnné, které jsou průkazné po odečtení vlivu souřadnic, což mi jednak ukáže čistý vliv současných faktorů po odečtení vlivu dalších současných faktorů a zároveň poskytne informaci, zda historické faktory dokáží vysvětlit ještě další část variability ve druhovém složení navíc oproti faktorům současným;

- 2b. všechny historické proměnné, které jsou průkazné po odečtení vlivu souřadnic, což mi jednak ukáže čistý vliv historických faktorů po odečtení vlivu dalších historických faktorů a zároveň poskytne informaci, kolik variability vysvětlí pouze současné faktory po odečtení vlivu historie;
3. všechny průkazné proměnné v kroku 2a, což mi poskytne čistý efekt jednotlivých faktorů po odečtení vlivu všech ostatních a ukáže tak relativní význam jednotlivých faktorů pro druhové složení.

Analýzy s kovariátami sice lépe charakterizují vliv jednoho parametru prostředí na druhové složení, avšak když jsou jednotlivé proměnné spolu příliš korelovány, jejich čistý vliv je neprůkazný. Proto jsem nejprve jako kovariáty používala pouze geografické souřadnice. V dalších krocích jsem podrobila analýze pouze ty proměnné, které byly vždy v předchozím kroku (tedy v kroku 1 a 2a) průkazné. Kovariáty v jednotlivých krocích analýz zachycuje tabulka 4.

Tabulka 4: Kovariáty použité v jednotlivých krocích analýz druhového složení.

| krok | kovariáty |
|------|-------------------------------------------------------------|
| 1. | souřadnice (vybráno z: x , y , xy , x^2 , y^2) |
| 2a. | souřadnice + všechny průkazné současné proměnné z kroku 1 |
| 2b. | souřadnice + všechny průkazné historické proměnné z kroku 1 |
| 3. | souřadnice + všechny průkazné proměnné z kroku 2a |

Vztah mezi proměnnými prostředí a druhovým složením vyjadřují grafy 7–15. Pro znázornění vztahu mezi druhovým složením a parametry, v jejichž analýze se nachází jen jedna kanonická osa, jsem vytvořila grafy ukazující polohu 30 rostlinných druhů na první kanonické ose (graf 8, 9, 12, 14). Tyto druhy jsem vybrala tak, že jsem nejprve odstranila druhy, které měly váhu nižší než 5 (stejně jako by bylo nastaveno při vytváření grafu v Canodraw). Poté jsem vybrala 30 druhů s nejvyššími absolutními hodnotami na první kanonické ose. Pro znázornění vztahu mezi druhovým složením a proměnnými s více kategoriemi (více kanonických os v analýze) jsem vytvořila grafy v Canodraw (ostatní grafy), kde jsem pro přehlednost snížila počet druhů také přibližně na 30 (pomocí zvýšení rozsahu váhy pro druhy a zvýšením rozsahu přimykání se druhů k této závislosti, protože mne zajímaly druhy, které jsou více dominantní a současně ty, které vysvětlí více sledovanou závislost).

3. 2. 3. 5. Počet druhů a parametry prostředí

Pro vyjádření závislosti počtu druhů na jednotlivých současných faktorech – ploše, zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, izolovanosti lokalit, jejich sklonu, radiaci, geologii; a historických faktorech – historickém překryvu lokalit v různých obdobích, historické izolovanosti, podílu historické a současné plochy pleší a historické ploše pleší ve vybraném okruhu, jsem použila zobecněné lineární modely s normálním rozdělením s typem sumy čtverců tři, což poskytne čistý efekt každého faktoru po odečtení vlivu všech ostatních. Všechny studované proměnné zachycuje tabulka 3. Stejně jako v analýzách druhového složení jsem pracovala s hodnotami plochy a izolovanosti v logaritmické škále. Všechny tyto analýzy byly provedeny v prostředí statistického programu S-plus 4.6 (MathSoft 1999).

Nejprve jsem uvažovala závislost počtu druhů na jednotlivých parametrech prostředí pouze po odečtení vlivu prostorového rozmístění lokalit (souřadnice vybrány na základě postupného výběru proměnných – *Stepwise linear regression* – z hodnot x , y , x^2 , y^2 , $x*y$), poté závislost počtu druhů na různých parametrech prostředí po odečtení vlivu všech ostatních průkazných proměnných a to nejprve současných, pak historických a pak všech průkazných (jednotlivé kroky analýz odpovídají krokům použitých v analýzách druhového složení). Kovariáty použité v analýzách závislosti počtu druhů zachycuje tabulka 5.

Tabulka 5: Kovariáty použité v jednotlivých krocích analýz závislosti počtu druhů.

| krok | kovariáty |
|------|-------------------------------------------------------------|
| 1. | souřadnice (vybráno z: x , y , xy , x^2 , y^2) |
| 2a. | souřadnice + všechny průkazné současné proměnné z kroku 1 |
| 2b. | souřadnice + všechny průkazné historické proměnné z kroku 1 |
| 3. | souřadnice + všechny průkazné proměnné z kroku 2a |

U mnohých proměnných jako je zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, sklon (vybrané hodnoty z mediánu, maxima a minima) a radiace (vybrané dva nejvýznamnější měsíce) na lokalitách a také jednotlivých historických proměnných, které zachycují celkový vliv historického překryvu pleší, historické izolovanosti, podílu historické a současné plochy pleší a historické plochy pleší ve vybraném okruhu shrnujících dohromady všechna období – rok 1938, 1973, 1988, 2000 (zahrnuty vždy jen ty roky, které měly signifikantní význam) mělo význam ukázat celkový vliv těchto faktorů na druhové bohatství a ne jen vliv např. skály nebo suti, protože právě celkové zastoupení všech těchto kategorií dohromady představuje studovaný faktor. Analýzu takovýchto složených faktorů jsem provedla srovnáním dvou modelů, což poskytne čistý efekt jednoho složeného faktoru (např. charakteru lokalit = zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy) na druhové bohatství. První model uvažuje vliv úplně všech faktorů průkazných v předchozím kroku (včetně souřadnic zeměpisné polohy

lokalit, které slouží k odstranění prostorové variability z dat) na počet druhů; druhý model pak závislost počtu druhů na všech ostatních faktorech kromě faktoru zkoumaného. Výsledek srovnání udává průkaznost rozdílů mezi dvěma testovanými modely, tj. poskytuje informaci o tom, zda testovaný faktor (jeho čistý vliv) významně přispívá k vysvětlení variability v datech.

3. 2. 3. 6. Relativní význam současných a historických faktorů

Zajímalo mne, jakou část variability v datech lze vysvětlit znalostí všech současných faktorů (charakter lokalit – procentuelní zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, plocha, izolovanost, sklon, radiace, geologie) a naopak znalostí všech historických faktorů jako celku (překryv lokalit v různých obdobích, historická izolovanost, podíl historické a současné plochy pleší, historická plocha pleší ve vybraném okruhu) a to jak pro druhové složení, tak pro počet druhů. Skupinu současných faktorů jsem ještě rozdělila na lokální stanovištní podmínky a současnou strukturu krajiny. Vznikly tedy tři skupiny faktorů. Jelikož je v každé skupině velké množství proměnných, bylo nutné vybrat jen ty důležité. Skupinu lokálních stanovištních podmínek proto představují všechny proměnné, které mají průkazný vliv na druhové složení, respektive na počet druhů, po odečtení vlivu současné nebo historické struktury krajiny, do současné struktury krajiny zahrnuji ty proměnné, které jsou průkazné po odečtení vlivu historie nebo stanovištních podmínek, a do skupiny historických faktorů zařazuji všechny proměnné, které mají průkazný vliv po odečtení vlivu všech současných faktorů, případně po odečtení vlivu všech průkazných faktorů (krok 3). Takto vybrané proměnné totiž představují faktory, které vysvětlí další část variability v datech navíc oproti předchozím skupinám faktorů.

Nejprve jsem proto provedla analýzu (CCA bez kovariát), ve které byly jako vysvětlující proměnné použity všechny průkazné stanovištní podmínky (z kroku 2a nebo 2b), poté všechny průkazné faktory charakterizující současnou strukturu krajiny (z kroku 2a nebo 2b), a v další analýze pak všechny průkazné historické faktory (z kroku 2a nebo 3), a nebyly použity žádné kovariáty. Tato analýza udává celkovou variabilitu ve složení vegetace, kterou se podařilo vysvětlit použitými proměnnými. Poté jsem testovala analýzou CCA s kovariátami vždy jednu ze tří skupin proměnných (tj. lokální stanovištní podmínky, současná struktura krajiny, historická struktura krajiny). Jako kovariáty jsem použila vždy zbylé dvě skupiny, čímž jsem získala čistý vliv každé jednotlivé skupiny. Stejným způsobem jsem provedla také analýzy všech tří skupin proměnných pro počet druhů a to pomocí

srovnání dvou modelů v S-plus 4.6 (podobně jako testování vlivu jednotlivých složených faktorů na počet druhů – viz výše).

V rámci skupiny historie jsem navíc vypočítala také množství variability vysvětlené jednotlivými roky – 1938, 1973, 1988, 2000 (jako kovariáty vystupovala skupina všech současných faktorů a všechny ostatní průkazné historické proměnné z jiných roků). Tato analýza tak ukazuje čistý vliv a tedy relativní význam jednotlivých historických období.

Ke zjištění části variability, kterou sdílí jednotlivé skupiny faktorů, jsem použila metodu rozkladu variability podle Økland et Eilertsen (1994). Podíl vysvětlené variability jsem vyjádřila jako relativní část celkově vysvětlené variability. Do skupiny historie zahrnuji všechna období dohromady.

3. 2. 3. 7. Vlastnosti druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit

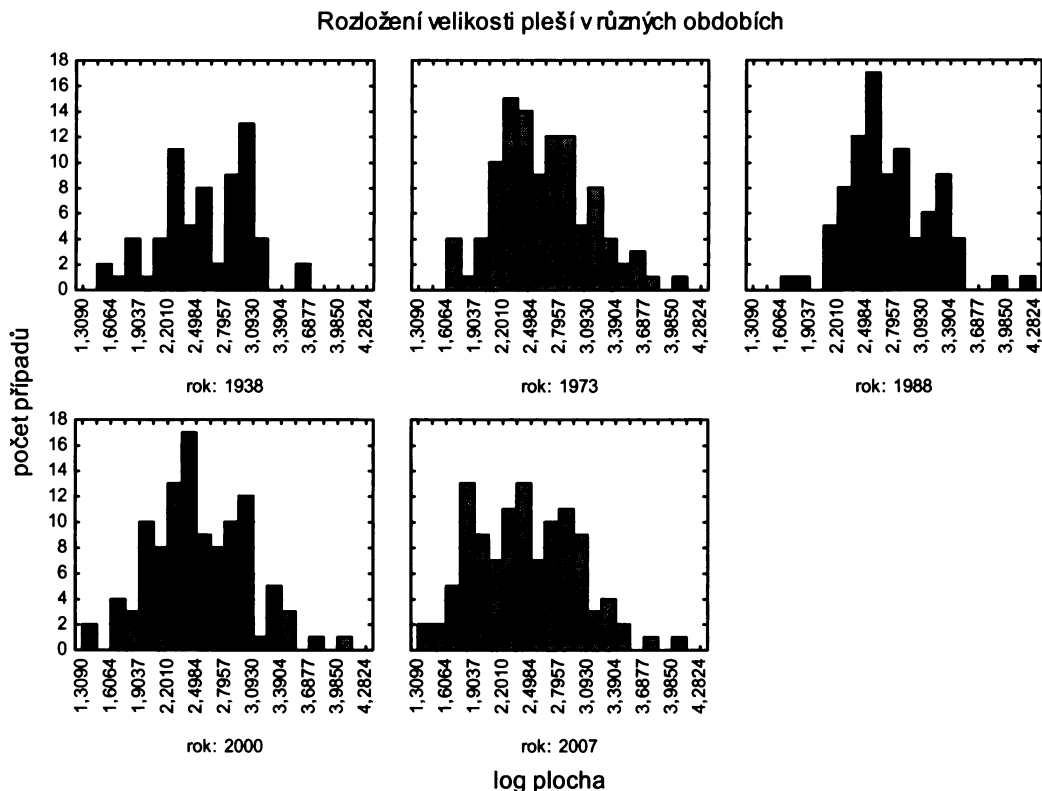
Jelikož mne zajímalo, jaké vlastnosti mají druhy – a) všechny studované druhy, b) pouze druhy ruderní, které jsou vázány na různé charakteristiky lokalit mající průkazný vliv na druhové složení (dle příslušných analýz z kroku 3, případně 2a), provedla jsem analýzu, do níž vstupovaly jednotlivé vlastnosti druhů jako vysvětlující proměnné a poloha jednotlivých druhů na první kanonické ose (vždy pro každý jeden parametr) jako závislé proměnné. Studované vlastnosti druhů zachycuje tabulka 2. Dále byl zjišťován vliv absence či presence druhu v roce 1975, 1994 a 2001 (Knížetová 1975, Kučera et Mannová 1994 a Kolbek et al. 2001a) na výskyt druhu na lokalitách s různou charakteristikou. Některé studované vlastnosti představují kategoriální proměnné, a proto byl jejich vliv analyzován pomocí analýzy variance (ANOVA), v případě, že byly proměnné kvantitativní, byla provedena lineární regrese v programu Statistica 7.0 (StatSoft 2004).

Do jednotlivých analýz byly nejprve zahrnuty všechny druhy s váhou větší než 5 (odpovídá snížení váhy druhů v příslušných grafech), což jednak poskytne informaci o tom, jaké vlastnosti mají druhy, které se váží na určitou charakteristiku lokalit, ale také informaci o tom, na jaké lokality jsou vázány ruderní druhy. Poté byly provedeny všechny tyto analýzy znovu, ale pouze s druhy označenými jako ruderní (jejich výběr viz výše), abych tak odhalila, které vlastnosti ruderních druhů jsou důležité pro jejich výskyt na lokalitách. Tato část práce má pouze informativní charakter.

4. Výsledky

4. 1. Historická struktura krajiny

V průběhu 20. století a na počátku století současného můžeme pozorovat určité změny ve struktuře krajiny studovaného území. Graf 1 zachycuje rozložení velikosti pleší, tedy lokalit „stepní“ vegetace, v jednotlivých historických obdobích (rok 1938, 1973, 1988 a 2000) v porovnání se současnými lokalitami (rok 2007). Z tohoto grafu je patrné (ačkoliv změny nejsou příliš výrazné), že v minulosti bylo větší zastoupení středně velkých až větších pleší, zatímco dnes převažují spíše lokality menší až středně velké (viz také obrázek 3 a příloha 5 a 6). V roce 1938 bylo sice zaznamenáno méně lokalit, ale byly relativně větší, v roce 1973 a 1988 se již vyskytovalo ve studovaném území pleší více a navíc většina z nich byla i poměrně velká. V současné době se v území vyskytuje nejvíce lokalit za celé zkoumané období, přesto je však patrné jejich postupné zarůstání a zmenšování. Počet pleší v současnosti (110) je sice větší než dříve (66 pleší v roce 1938, 105 pleší v roce 1973, 89 pleší v roce 1988, 107 pleší v roce 2000), ale je to dané hlavně jejich větší rozdrobeností a izolovaností, protože zejména v roce 1973 a 1988 byly pleše mnohem více propojené.

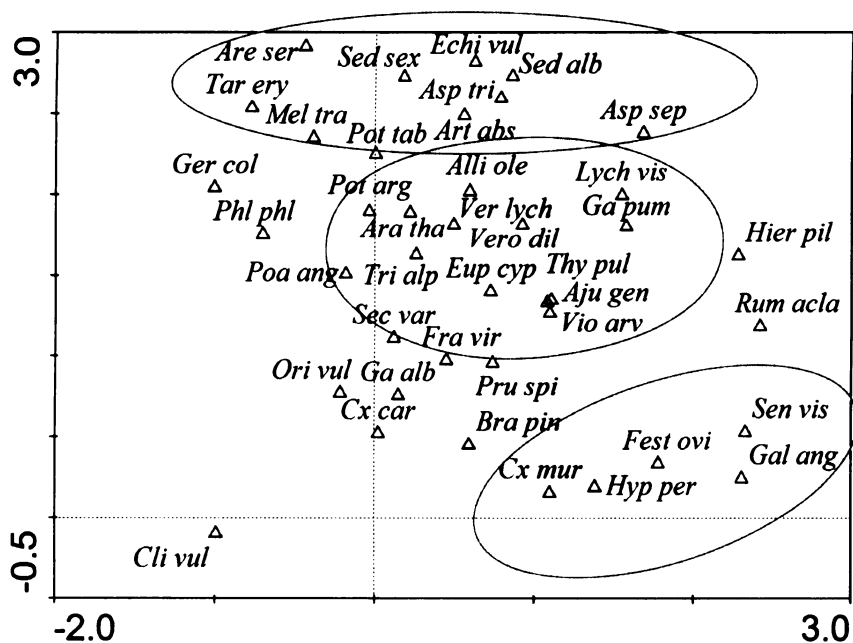


Graf 1: Rozložení velikosti pleší v jednotlivých obdobích: rok 1938, 1973, 1988, 2000, 2007.

4. 2. Druhové složení a podobnost lokalit

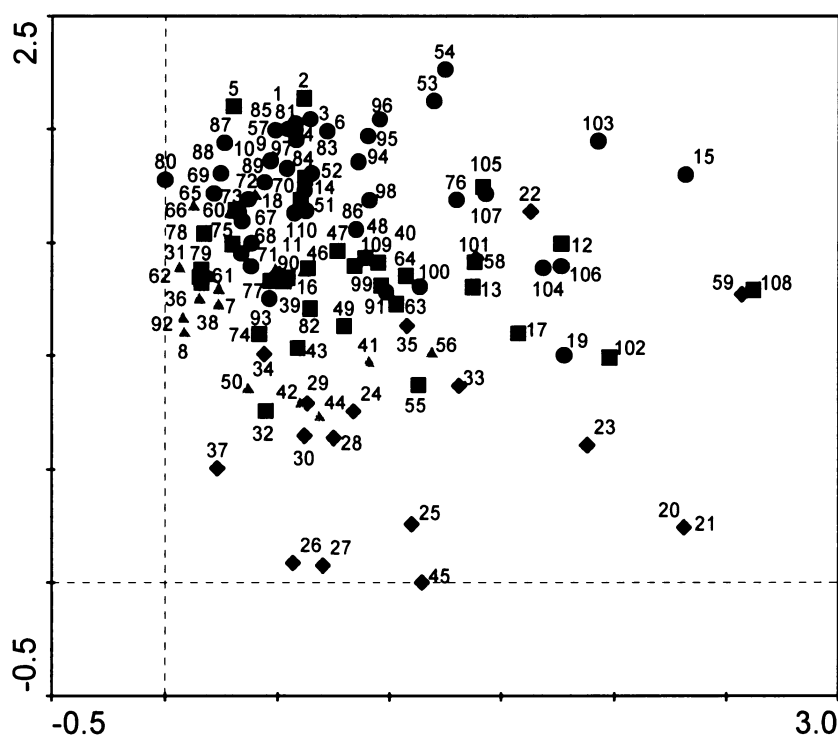
Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a lokalitami jsem použila unimodální nepřímou mnohorozměrnou analýzu (DCA), jelikož analyzuji data typu absence/přezence. První osa vysvětlila 6,7% celkové variability a druhá osa 5,8%.

Graf 2 zobrazuje druhové složení na studovaných lokalitách s využitím jen druhů nelesních (jelikož mne zajímá, jak je výskyt právě „stepních“ druhů ovlivněn současnou i historickou strukturou krajiny). Z grafu je patrné, že hlavním gradientem je charakter substrátu – od skály, přes mělkou půdu až k suti. Druhy hlubších půd zde volně prolínají především mezi druhy mělkých půd, což je pravděpodobně dané tím, že není příliš velký rozdíl mezi lokalitami s různou hloubkou půdy. Druhy, které se vyskytují v horní a případně levé části grafu představují druhy skalek, jsou to např. *Arenaria serpyllifolia*, *Sedum sexangulare*, *Sedum album*, *Echium vulgare* či *Asplenium trichomanes*. Směrem doprava a dolů přibývá druhů upřednostňujících mělké půdy, které tvoří často suché trávníky. Jedná se zejména o tyto druhy: *Thymus pulegioides*, *Euphorbia cyparissias*, *Ajuga genevensis*, *Fragaria viridis*, *Arabidopsis thaliana*, *Veronica dillenii*. V pravé dolní části grafu vystupují druhy sutí, např. *Galeopsis angustifolia*, *Senecio viscosus*, *Hypericum perforatum*, *Carex muricata*. Druhy hlubších půd (např. *Origanum vulgare*, *Clinopodium vulgare*, *Prunus spinosa*) nevytvářejí nikterak vyhraněnou skupinu, vyskytují se jak na lokalitách s mělkou půdou, tak mohou přecházet také na sut'ové lokality.



Graf 2: DCA – Vztah mezi studovanými druhy a jejich rozložením. 1. osa vysvětluje 6,7% variability a 2. osa vysvětluje 5,8% variability. Zobrazeno 40 druhů nejvíce přispívajících k variabilitě souboru – zkratky druhů viz příloha 1.

Graf 3 popisuje rozložení lokalit a jejich vztah podle typu dané pleše (viz příloha 3). Z grafu je patrné, že jednotlivé lokality – tedy skalní lokality, lokality s mělkou půdou, sutí či hlubší půdou – příslušející ke stejnému typu, mají k sobě blíže. Mezi skalní lokality patří např. pleš číslo 1, 3, 4, 6, 9, 10, 51, 53, 54, 57, ale také lokality 15 a 19 či 103, 104 a 106, které se sice od ostatních skal odchyľují, ale ve skutečné krajině mají nejen k sobě blízko, ale zejména jsou to lokality, na nichž zcela dominuje skála (jsou si tedy blízké také svým charakterem). Lokality s mělkou půdou (např. 13, 14, 32, 39, 40, 43, 46, 47, 48, 49, 52, 64) jsou si také hodně podobné, mezi jejich shluk občas vstupuje lokalita s hlubší půdou nebo sutí. Částečně se odchyľují lokality 2 a 5, lokality 12 a 17 a zejména lokality 102 a 108, které mají poněkud odlišný charakter od zbylých lokalit s mělkou půdou (první dvě mají charakter typického suchého trávníku, zatímco další čtyři lokality se sice vyznačují mělkou půdou, ale jejich bylinné patro nemá příliš velkou pokryvnost) a jsou od sebe jen málo vzdálené. Další kategorií jsou sutě (20–30, 33–35, 37, 45, 59), které částečně pronikají mezi lokality s mělkou i hlubší půdou. Poslední kategorií jsou lokality s hlubší půdou, které nejsou příliš dobře vymezené a pronikají do všech ostatních typů lokalit (7, 8, 11, 16, 18, 38, 41, 42, 44, 45, 50, 56, 61, 62, 65, 89, 92).

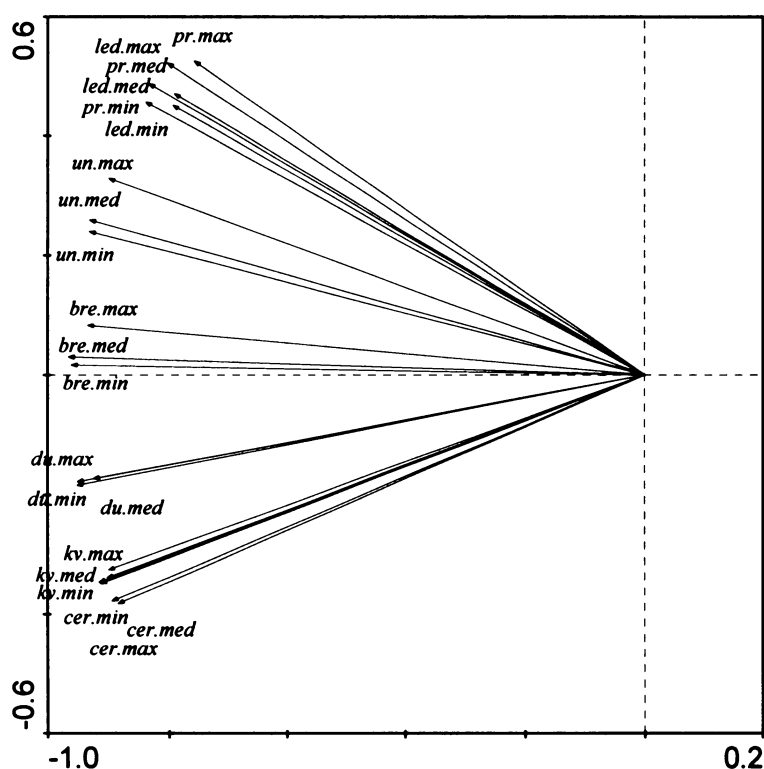


Graf 3: DCA – Vztah mezi studovanými lokalitami a jejich rozložení. Červená barva představuje skalní lokality, zelená lokality s mělkou půdou, modrá sutě a žlutá lokality s hlubší půdou.

Na základě Mantelova testu bylo stanoveno, že hodnota korelačního koeficientu popisující korelaci mezi maticí párových vzdáleností lokalit a maticí podobnosti druhového složení je rovna 0,07. Dosažená hladina testu je $p = 0,036$, tzn. že v 3,6% případů by výsledky náhodné kombinace dat dopadly lépe, než je tomu ve skutečnosti. Z toho vyplývá, že lokality, které jsou od sebe více vzdálené, se také více liší ve druhovém složení a tato pozitivní korelace je signifikantní při uvažované hladině 5%.

4. 3. Potenciální přímá radiace lokalit

Aby bylo možné rozhodnout s jakými hodnotami potenciální přímé radiace lokalit se bude dále pracovat, byla provedena lineární nepřímá mnohorozměrná analýza (PCA). Graf 4 ukazuje vztah mezi hodnotami potenciální přímé radiace v jednotlivých měsících (od prosince do června) vypočtených z hodnot mediánu, minima a maxima sklonu a orientace, tedy pro každý měsíc jsou zde tři hodnoty. Z tohoto grafu vyplývá, že měsíce, které spolu nejsou korelovány a tedy nezávisle vypovídají o osluněnosti lokalit, jsou červen a prosinec a to jak pro hodnoty vypočtené z mediánu, tak minima a maxima sklonů a orientací. Ve všech měsících jsou spolu korelovány hodnoty osluněnosti na mediánu, minimálních a maximálních sklonech a orientacích, což ukazuje, že tyto hodnoty jsou na sobě závislé a mají pravděpodobně přibližně stejnou výpovědní hodnotu ve vztahu k druhovému složení i počtu druhů na lokalitách. Proto budu dále pracovat jen s hodnotami radiace vypočtenými z mediánu sklonu a orientace a to v prosinci a v červnu.

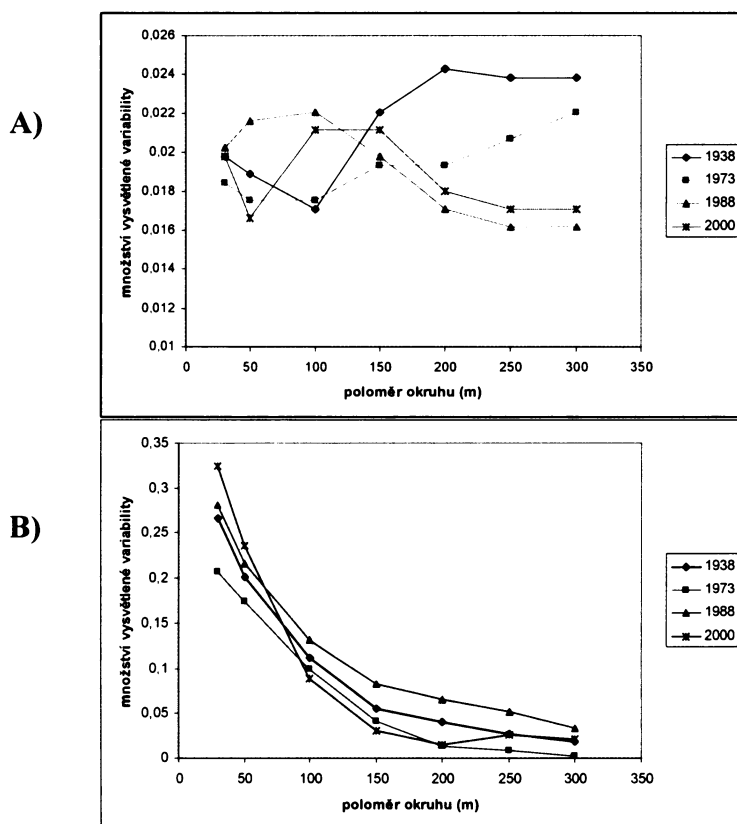


Graf 4: PCA – Vztah mezi hodnotami potenciální přímé radiace v jednotlivých měsících (od prosince do června) vypočtených z hodnot mediánu, minima a maxima sklonu a orientace. 1. osa vysvětlila 82,3% celkové variability a 2. osa 9,6% celkové variability.

4. 4. Výběr proměnných

Výběr velikosti okruhu s historickou plochou pleší

Do následných analýz jsem chtěla zahrnout pouze tu velikost okruhu (a v ní historické plochy bezlesí kolem každé současné lokality v různých obdobích – rok 1938, 1973, 1988, 2000), která vysvětlí nejvíce variability jak ve druhovém složení (analýza CCA bez kovariát), tak v počtu druhů (lineární regrese). Vybíráno bylo z okruhů o poloměru 30, 50, 100, 150, 200, 250 a 300 m. Graf 5A ukazuje závislost množství vysvětlené variability ve druhovém složení na různě velkých okruzích. Z tohoto grafu je patrné, že nejsou příliš velké rozdíly mezi různě velkými okruhy, množství vysvětlené variability závisí také na období, ve kterém byla plocha bezlesí v různě velkých okruzích počítána. Oproti tomu z grafu 5B, tedy závislosti počtu druhů na různě velkých okruzích, vyplývá, že jednoznačně nejdůležitější je okruh s poloměrem 30 m ve všech zkoumaných obdobích. Jelikož smyslem těchto analýz bylo vybrat určitou velikost okruhu, která bude stejná pro všechny následné analýzy, zvolila jsem velikost okruhu s historickou plochou bezlesí o poloměru 30 m (tato velikost byla také vybrána v postupném výběru proměnných jak pro počet druhů, tak pro druhové složení v jednotlivých rocích).



Graf 5: **A)** Závislost množství vysvětlené variability ve druhovém složení na velikosti okruhu v jednotlivých rocích (1938, 1973, 1988, 2000). **B)** Závislost množství vysvětlené variability v počtu druhů na velikosti okruhu v jednotlivých rocích (1938, 1973, 1988, 2000).

Výběr sklonu

Z vypočtených hodnot sklonu jsem vybrala maximum a medián, jako hodnoty nejvíce přispívající k vysvětlení variability jak ve druhovém složení, tak v počtu druhů (pro počet druhů není příliš velký rozdíl v množství vysvětlené variability hodnotou mediánu a minima – smyslem těchto analýz bylo vybrat stejné hodnoty sklonu pro všechny následné analýzy) – tabulka 6. Tyto hodnoty sklonu vstupují do příslušných analýz (níže).

Tabulka 6: Množství vysvětlené variability (%) ve druhovém složení a v počtu druhů různými hodnotami sklonu lokalit – medián, maximum a minimum.

| | druhové složení | počet druhů |
|---------|-----------------|-------------|
| medián | 3,10% | 0,84% |
| maximum | 3,87% | 6,55% |
| minimum | 1,84% | 1,83% |

4. 5. Druhové složení a parametry prostředí

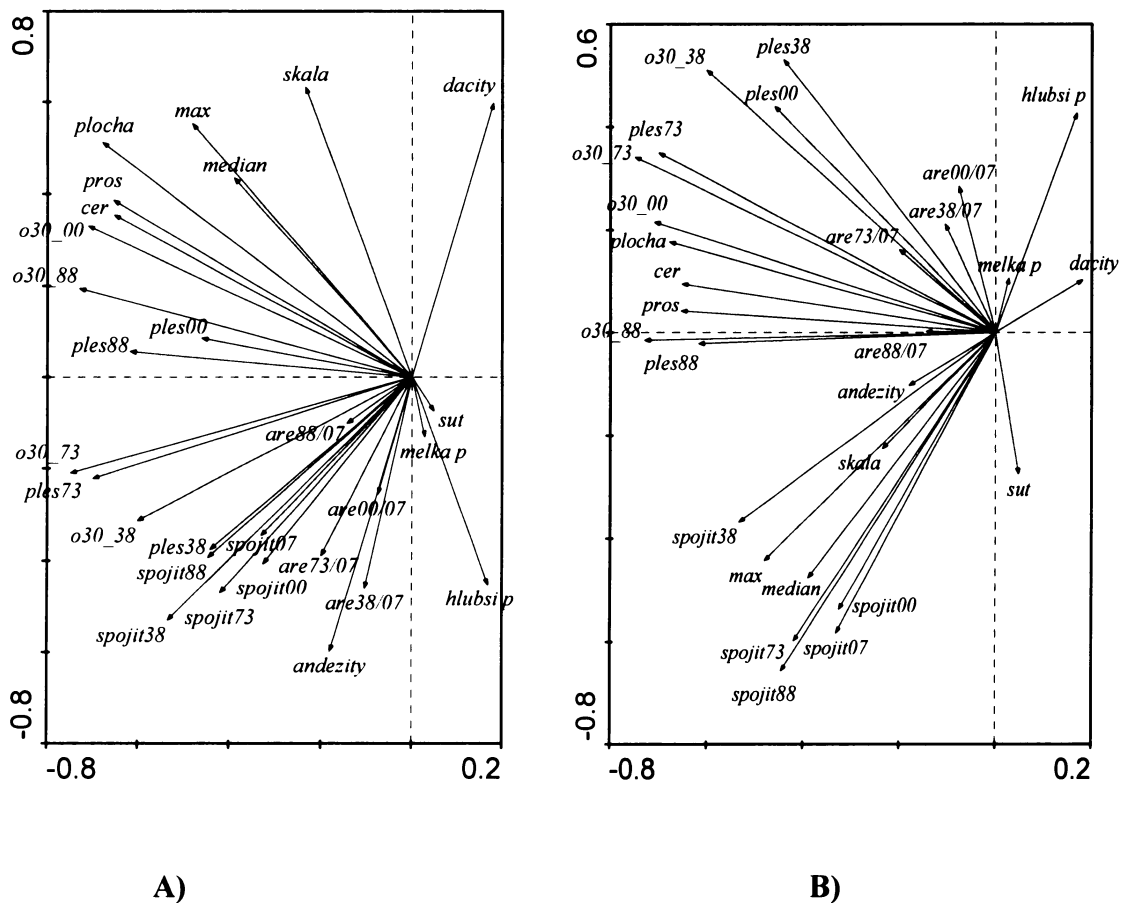
4. 5. 1. Vzájemné vztahy mezi sledovanými parametry

Pro získání představy o tom, jak spolu korelují jednotlivé proměnné prostředí, jsem provedla analýzu PCA, v níž proměnné prostředí figurovaly jako *species variables*. Grafický výstup této analýzy zachycuje graf 6. Jelikož zde vystupuje velké množství proměnných – současných i historických (zajímá mne totiž vztah mezi všemi studovanými faktory), řada parametrů je korelována s dalšími parametry – zejména v rámci skupiny historických faktorů, proto lze očekávat, že jejich čistý vliv bude v samostatných analýzách neprůkazný.

Skupina současných faktorů není příliš výrazně korelována s historickou strukturou krajiny. Pokud pomineme korelaci mezi současnou a historickou spojitostí lokalit (tj. opak izolovanosti), kterou lze vzhledem ke shodnému výpočtu této proměnné očekávat, je jediný těsnější vztah mezi současnou plochou a historickou plochou pleší z roku 2000 v okruhu 30 m, což ovšem také není nikterak překvapující, jelikož za takto krátkou dobu se struktura krajiny příliš nezmění. Další korelaci lze pozorovat mezi hodnotou mediánu a maxima sklonu lokalit a také radiace na lokalitách v prosinci a v červnu. Z tohoto důvodu byly obě proměnné analyzovány dohromady (jako celkový sklon a celková radiace). Také různé typy lokalit byly analyzovány společně. Skalní lokality jsou negativně korelovány se všemi ostatními typy lokalit (s mělkou i hlubší půdou a sutí), což dokládá jejich odlišný charakter, a jsou pozitivně korelovány s maximálním sklonem na lokalitách. Lokality s mělkou půdou jsou nejvíce korelovány s lokalitami s hlubší půdou, to je pravděpodobně dané tím, že není příliš velký rozdíl v hloubce půdy na těchto lokalitách. Lokality s hlubší půdou jsou dále negativně korelovány s maximálním sklonem, což dokládá, že se tyto lokality vyskytují na mírných

svazích, kde se díky tomu může hromadit substrát. Na větších lokalitách je zpravidla větší radiace, mezi větší lokality patří spíše skalky, zatímco lokality s hlubší půdou mají většinou menší plochu.

V rámci skupiny historických proměnných je možné pozorovat největší korelaci u stejných parametrů charakterizujících jednotlivá období (např. historická i současná spojitost lokalit – což dokládá, že lokality, které byly více propojené v minulosti, jsou více propojené také v současnosti) nebo také různých parametrů charakterizující stejné období (např. historický překryv pleší z roku 1973 nebo 1988 a ploch pleší v okruhu 30 m v těchto rocích – což ukazuje, že poloha bezlesí v těchto obdobích se pravděpodobně poměrně hodně podobala jeho současnému rozmístění). Také podíl historické a současné plochy pleší v jednotlivých obdobích je vzájemně, ale i s dalšími parametry velmi korelován.



Graf 6: PCA na proměnných prostředí jako *species variables*. Použita standardizace a centrování přes druhy. **A)** zobrazena 1. a 2. osa. **B)** zobrazena 1. a 3. osa. Melka p, skala, sut, hlubsi p – lokality s mělkou půdou, skálou, sutí nebo s hlubší půdou; plocha – plocha lokalit (logaritmus); spojit07 – současná spojitost lokalit (logaritmus); medián, maximum – sklon na lokalitách; cer, pros – potenciální přímá radiace 21. června a 21. prosince; andezity, dacity – geologie; ples38, ples73, ples88, ples00 – historický překryv lokalit v 1938, 1973, 1988, 2000; spojit38, spojit73, spojit88, spojit00 – historická spojitost (logaritmus) v 1938, 1973, 1988, 2000; are38/07, are73/07, are88/07, are00/07 – podíl historické a současné plochy pleší z 1938, 1973, 1988, 2000; o30_38, o30_73, o30_88, o30_00 – plocha pleší v okruhu 30 m kolem každé současné pleše v 1938, 1973, 1988, 2000. První osa vysvětlila 21,6%, druhá 15,2%, třetí 11,6%.

4. 5. 2. Vliv jednotlivých současných a historických faktorů

Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a jednotlivými současnými faktory (charakter lokalit – procentuelní zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, plocha, izolovanost (tj. opak spojitosti), sklon, radiace, geologie) a historickými faktory (historický překryv lokalit v různých obdobích, historická izolovanost, podíl historické a současné plochy pleší, historická plocha pleší v okruhu 30 m) jsem použila unimodální přímou mnohorozměrnou analýzu CCA. Výsledky jednotlivých kroků analýz shrnuje tabulka 7. Nejsilnější čistý vliv na druhové složení má většina studovaných současných faktorů – zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy na dané lokalitě, izolovanost lokalit, jejich sklon, radiace a geologické poměry. Z historických faktorů má nejsilnější čistý vliv na druhové složení historický překryv lokalit v roce 1938 a 2000, historická izolovanost z roku 1938 a plocha pleší, které se vyskytovaly kolem současných lokalit v okruhu 30 m v roce 1988. Pokud není uvedeno jinak, všechny prezentované grafy závislosti druhového složení na jednotlivých parametrech prostředí vyjadřují čistý vliv těchto faktorů po odečtení vlivu všech ostatních proměnných. Jelikož jsou některé parametry (plocha, historický překryv lokalit v roce 1973, historická izolovanost v roce 2000, plocha pleší v okruhu 30 m z roku 1938) příliš korelovány s jinými (viz graf 6), jejich čistý vliv na druhové složení je neprůkazný – v těchto případech ukazují grafy, kde jako kovariáty vystupují pouze všechny průkazné současné proměnné z kroku 1 – viz tabulka 7.

Tabulka 7: Srovnání závislosti druhového složení na jednotlivých současných a historických faktorech (analýzy CCA s kovariátami). Zobrazeno množství vysvětlené variability jednotlivými faktory po odečtení vlivu různých kovariát (viz tabulka 4), n.s. označuje nesignifikantní výsledek ($p > 0,05$), – analýza nebyla prováděna.

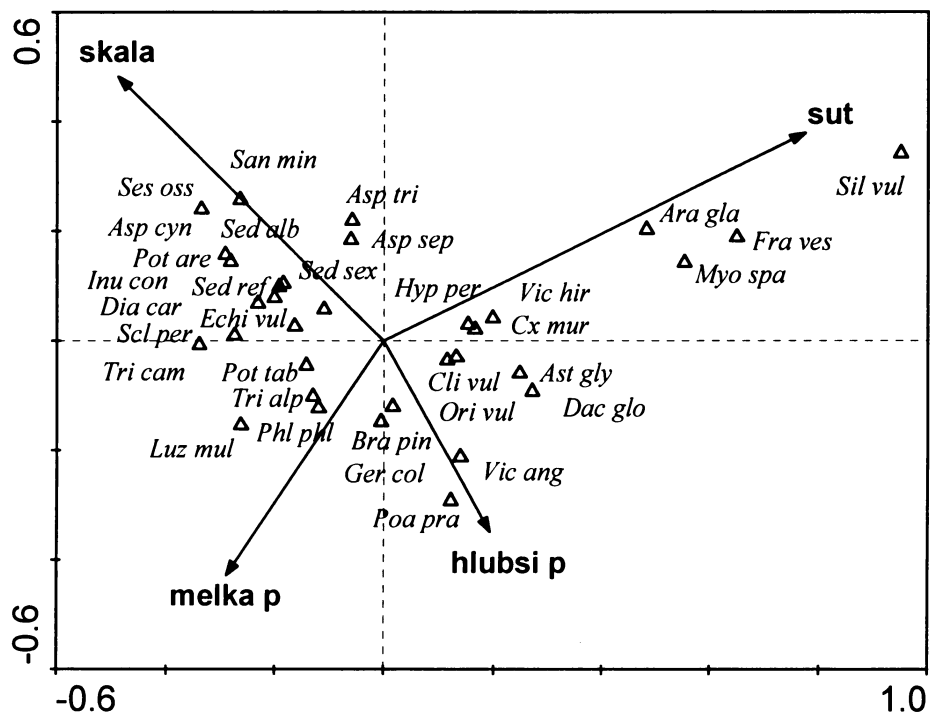
| | 1 | 2a | 2b | 3 |
|------------------------------|----------------------------|--------------|--------------|---------------------|
| | kov-souřadnice (11,79%) | kov-současné | kov-historie | kov-vše průkazné |
| | vysvětleno | vysvětleno | vysvětleno | vysvětleno |
| skála+měl.p+suť+hl.p | 6,48% | 4,41% | 4,90% | 4,63% |
| log plocha | 2,20% | 1,26% | n.s. | n.s. |
| log izolovanost | 1,48% | 1,35% | 1,35% | 1,12% |
| sklon (median+max) | 4,05% | 2,20% | 2,79% | 2,16% |
| radiace (pros+cer) | 3,69% | n.s. | 2,52% | 1,89% |
| geologie | 2,16% | 2,02% | 1,48% | 1,30% |
| historie pleše (překryv) | 6,03% | 3,24% | 2,43% | 2,20% |
| 1938 | 1,80% | 1,12% | 1,13% | 0,99% |
| 1973 | 2,02% | 1,08% | n.s. | n.s. |
| 1988 | 1,75% | n.s. | n.s. | n.s. |
| 2000 | 1,62% | 1,21% | 1,35% | 1,21% |
| historická izolovanost | 3,91% | 1,03% | 2,43% | 1,17% |
| 1938 | 1,66% | n.s. | 1,22% | 1,17% |
| 1973 | n.s. | – | – | – |
| 1988 | n.s. | – | – | – |
| 2000 | 1,30% | 1,03% | 1,22% | n.s. |
| hist.plocha pleší-okruh30m | 6,07% | 2,16% | 2,25% | 1,12% |
| 1938 | 2,02% | 1,08% | 1,31% | n.s. |
| 1973 | 1,84% | n.s. | n.s. | n.s. |
| 1988 | 2,02% | 1,17% | n.s. | 1,12% |
| 2000 | 1,89% | n.s. | 1,17% | n.s. |
| podíl plocha minulá/současná | 2,47% | n.s. | 1,17% | n.s. |
| 1938 | n.s. | – | – | – |
| 1973 | 1,26% | n.s. | n.s. | n.s. |
| 1988 | n.s. | – | – | – |
| 2000 | 1,26% | n.s. | 1,17% | n.s. |

4. 5. 2. 1. Současné faktory

Charakter lokalit – procentuelní zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy

Z grafu 7 vyplývá, že druhy jako např. *Seseli osseum*, *Asperula cynanchica*, *Sanguisorba minor*, *Potentilla arenaria*, *Sedum album*, *Inula conyzae* jsou druhy vázané na skalní podloží a skalky, jsou to často vytrvalé druhy, které jsou schopné přežívat na extrémních lokalitách díky dobrému přizpůsobení, schopnosti snášet velkou radiaci a sucho. *Luzula multiflora*, *Phleum phleoides*, *Potentilla tabernaemontani*, *Trifolium alpestre* a další jsou vázány na lokality s mělkou půdou a suché trávníky. Tyto druhy jsou většinou menšího vzrůstu, vyžadují více světla a jsou opět tolerantní vůči suchu. K lokalitám s mělkou půdou jsou poměrně blízce vázány také druhy hlubších půd, jako např. *Poa pratensis*, *Vicia angustifolia*,

Dactylis glomerata, *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, které se často nachází na okraji různých typů lokalit nebo na lokalitách charakterizovaných hlubší půdou. Jsou to druhy, které oproti druhům suchých trávníků vyžadují vyšší obsah živin v půdě a proto zpravidla dosahují větších rozměrů. Poměrně jasně vymezenou skupinu představují druhy vázané na sutě, jako např. *Myosotis sparsiflora*, *Arabis glabra*, *Fragaria vesca*, *Silene vulgaris*, které snesou větší zastínění a jsou schopné lépe obstát narušení způsobené sesuvem materiálu.

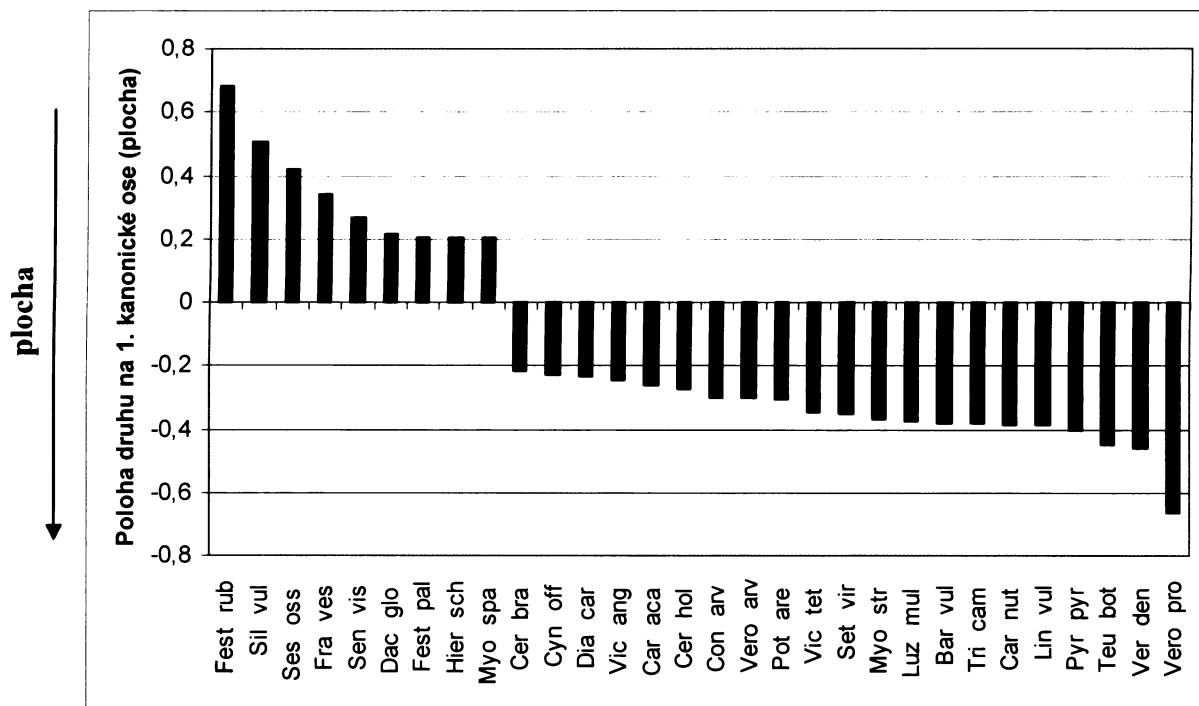


Graf 7: CCA – Závislost výskytu druhů na zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy. $F = 1,977$, $p = 0,002$. Přítomnost těchto čtyř typů prostředí vysvětlilo 4,63% celkové variability, což je 28,40% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené prvními třemi ordinačními osami. Zobrazeno 33 druhů nejvíce přispívajících k variabilitě souboru – zkratky druhů viz příloha 1.

Plocha lokalit

Závislost výskytu druhů na velikosti plochy lokality (logaritmus) zobrazuje graf 8. Jelikož je plocha lokalit příliš korelována s historickou plochou pleší z roku 2000 v okruhu 30 m, její čistý vliv po odečtení všech ostatních proměnných byl neprůkazný a proto zde prezentuji graf, kde jako kovariáty vystupují pouze všechny průkazné současné proměnné z kroku 1 (viz tabulka 7). Z tohoto grafu vyplývá, že druhy jako např. *Veronica prostata*, *Verbascum densiflorum*, *Teucrium botrys*, *Linaria vulgaris* či *Carduus nutans* jsou druhy větších otevřených ploch, zatímco druhy jako např. *Festuca rubra*, *Silene vulgaris*, *Seseli osseum*, *Fragaria vesca* či *Senecio viscosus* se vyskytují na meších plochách a představují druhy vázané na menší a méně otevřené lokality, které často mají svým charakterem blíže k lesu.

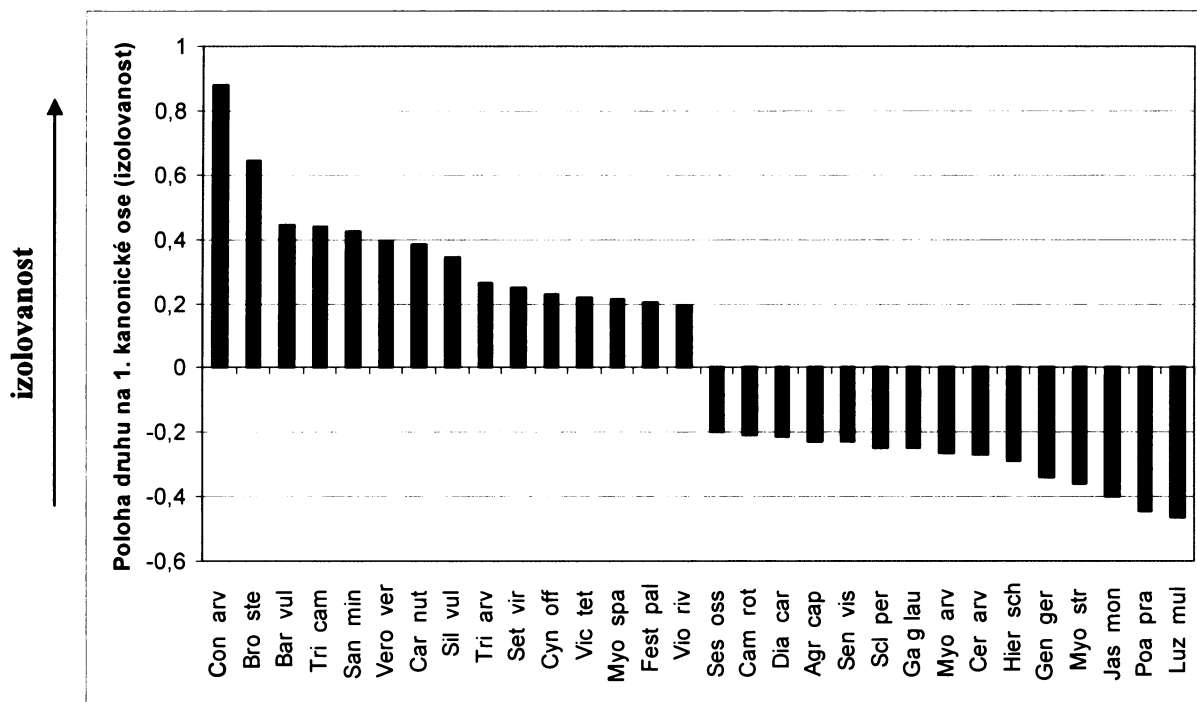
Zde je možné, že tyto lokality mají kratší dobu trvání nebo naopak postupnou sukcesí zarůstají.



Graf 8: CCA – Závislost výskytu druhů na velikosti plochy lokality (logaritmus). Plocha lokalit roste se zápornými hodnotami na 1. kanonické ose. $F = 1,571$, $p = 0,002$. 1. osa vysvětlila 1,26% celkové variability, což je 18,81% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené 1. ordinační osou. Zobrazeno 30 druhů s nejsilnější vazbou na plochu lokalit – zkratky druhů viz příloha 1.

Izolovanost lokalit

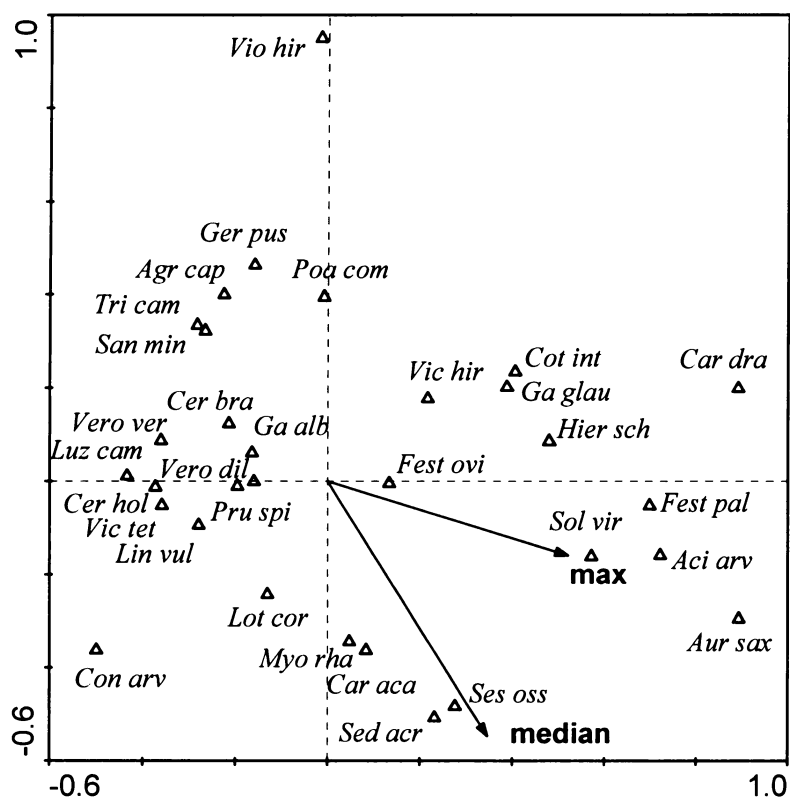
Graf 9 ukazuje závislost výskytu druhů na izolovanosti, respektive spojitosti lokalit – druhy s nejvyššími kladnými hodnotami na 1. kanonické ose jsou vázány na nejvíce izolované lokality a naopak. Mezi druhy vázané na méně izolované a tedy více spojitě lokality patří např. *Luzula multiflora*, *Jasione montana*, *Myosotis stricta*, *Genista germanica* či *Hieracium schmidtii*. Jedná se zejména o druhy vázané na lokality s mělkou půdou, suché trávníky a skalky, které představují nejhojněji zastoupené lokality pleší v krajině. Naopak druhy jako *Convolvulus arvensis*, *Bromus sterilis*, *Barbarea vulgaris*, *Trifolium campestre*, *Sanguisorba minor* apod. se váží na více izolované lokality, jež jsou v krajině méně zastoupeny. Na izolované lokality jsou také více vázány ruderalní druhy.



Graf 9: CCA – Závislost výskytu druhů na izolovanosti (respektive spojitosti) lokalit. Izolovanost lokalit roste s kladnými hodnotami na 1. kanonické ose. $F = 1,441$, $p = 0,012$, 1. osa vysvětlila 1,12% celkové variability, což představuje 16,72% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené 1. ordinační osou. Zobrazeno 30 druhů s nejsilnější vazbou na izolovanost lokalit – zkratky druhů viz příloha 1.

Sklon lokalit

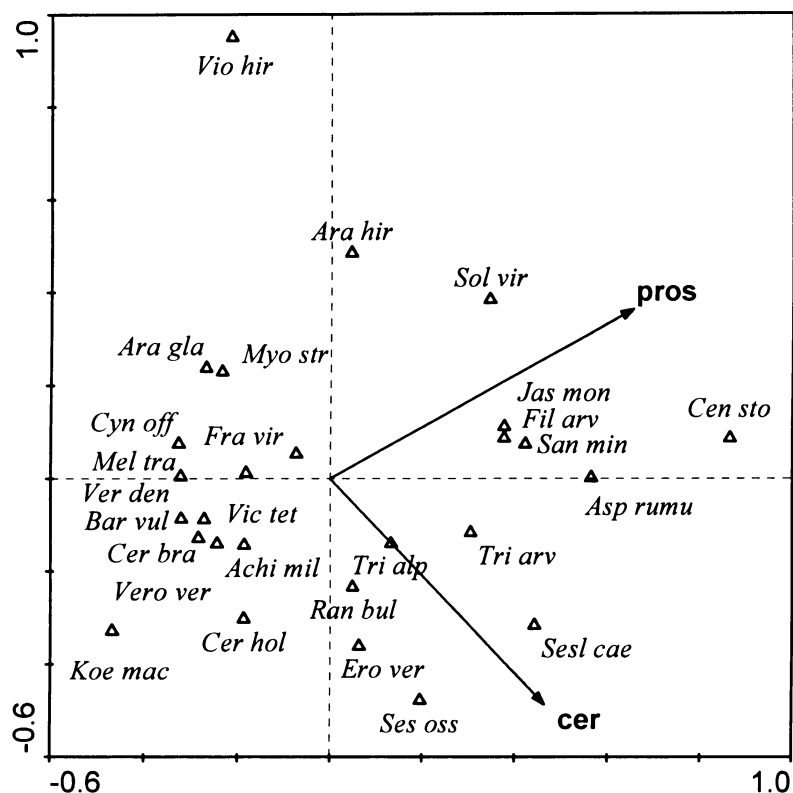
Závislost druhového složení na sklonu lokalit (hodnoty mediánu a maxima sklonu) zobrazuje graf 10. Na prudké svahy, tedy na místa s maximální hodnotou sklonu jsou vázány zejména druhy skal jako např. *Aurinia saxatilis*, *Acinos arvensis*, *Festuca pallens*, *Hieracium schmidtii*, *Solidago virgaurea*. Podobně také na lokality s velkou hodnotou mediánu sklonu jsou vázány druhy skalek, případně mělkých a primitivních půd jako např. *Seseli osseum* či *Sedum acre*. Ve studovaném území však existuje celá řada druhů, které upřednostňují lokality s malým sklonem. Jsou to např. *Poa compressa*, *Agrostis capillaris*, *Geranium pusillum*, *Luzula campestris*, které se často podílejí na druhové skladbě suchých trávníků.



Graf 10: CCA – Závislost výskytu druhů na sklonu lokalit (medián a maximální hodnota sklonu na dané lokalitě). $F = 1,384$, $p = 0,006$, obě kanonické osy dohromady vysvětlily 2,16% celkové variability, což je 17,28% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené prvními dvěma ordinačními osami. Zobrazeno 31 druhů s nejsilnější vazbou na sklon lokalit – zkratky druhů viz příloha I.

Potenciální přímá radiace lokalit

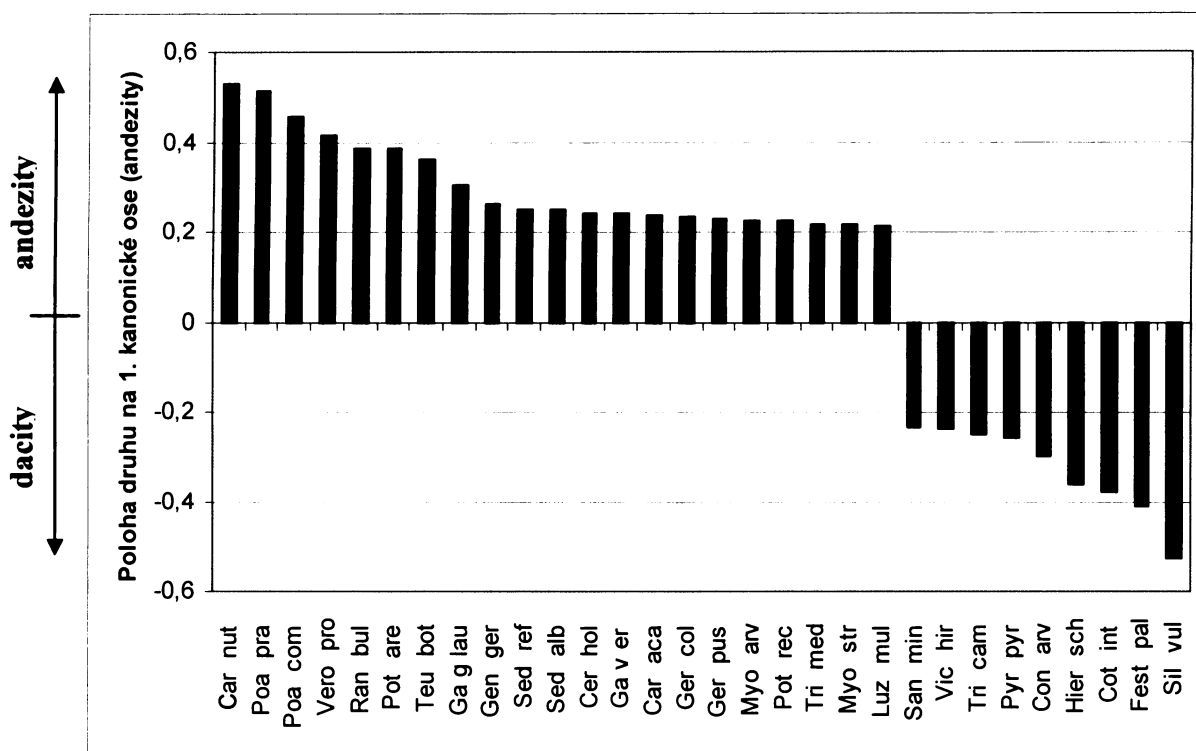
Graf 11 ukazuje, že radiace nejvíce ovlivňuje druhy *Centaurea stoebe*, *Asplenium rutamuraria*, *Sanguisorba minor*, *Sesleria caerulea*, *Trifolium arvense* – tedy druhy, které se běžně vyskytují především na výslunných svazích a skalách. Slabší oslunění naopak vyhovuje například druhům *Arabis glabra*, *Cynoglossum officinale*, *Verbascum densiflorum*, *Barbarea vulgaris*, *Vicia tetrasperma*, které snesou i větší zastínění a mohou se vyskytovat i v podrostu některých křovin či řídkého lesa (v rámci lokalit, jelikož druhy lesní byly odfiltrovány).



Graf 11: CCA – Závislost výskytu druhů na potenciální radiaci lokalit vypočtené pro 21. prosinec a 21. červen. $F = 1,222$, $p = 0,026$, obě kanonické osy vysvětlily 1,89% celkové variability, což je 15,12% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené prvními dvěma ordinačními osami. Zobrazeno 27 druhů s nejsilnější vazbou na radiaci lokalit – zkratky druhů viz příloha 1.

Geologické poměry lokalit

Na studovaných lokalitách byly vymezeny dva typy geologického podloží – andezity a dacity. Vazbu druhů na jednotlivé typy geologie zobrazuje graf 12 – kladné hodnoty na 1. kanonické ose představují andezity, záporné hodnoty dacity. Na andezity se váží zejména druhy skalek, mělkých půd a suchých trávníků, na nichž se jednotlivé druhy dostávají více do přímého kontaktu s geologickým podložím. Jsou to např. *Poa compressa*, *Veronica prostata*, *Potentilla arenaria*, *Teucrium botrys*, ale také *Carduus nutans*, druh vyžadující více živin. Na dacity je vázáno méně druhů – např. *Silene vulgaris*, *Festuca pallens*, *Cotoneaster integerrimus*. Často se jedná o rostliny, se kterými se můžeme setkat na pleších v celém studovaném území a nejsou tedy specificky vázány pouze na lokality s dacity.



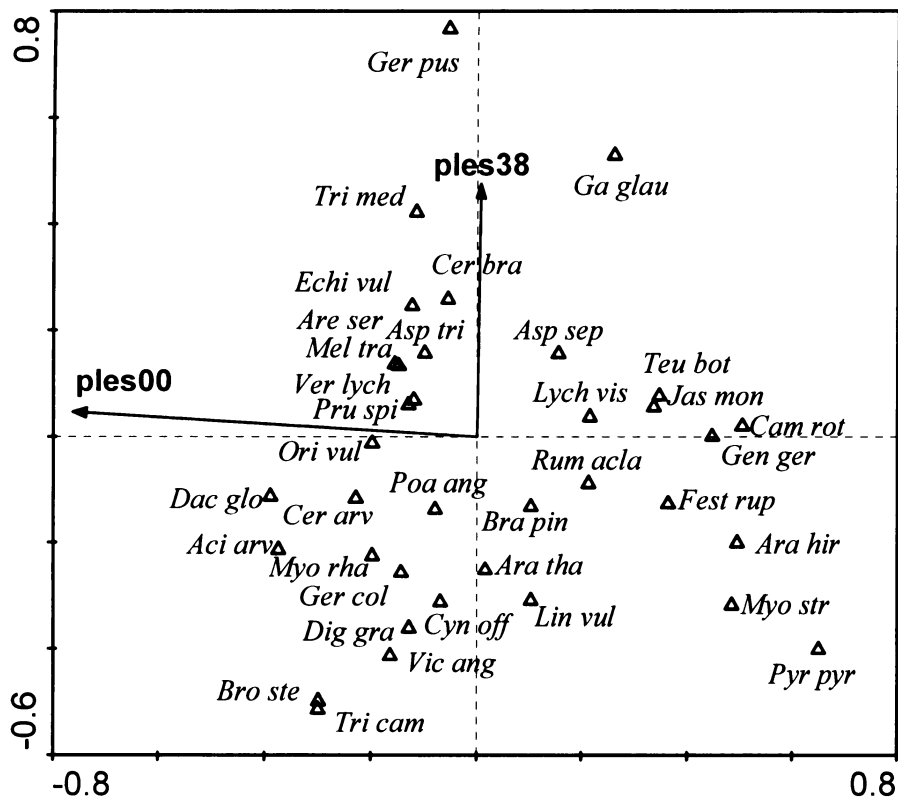
Graf 12: CCA – Závislost výskytu druhů na geologii lokalit – andezity a dacity. Kladné hodnoty na 1. kanonické ose představují andezity, záporné hodnoty dacity. $F = 1,667$, $p = 0,002$, 1. osa vysvětlila 1,30% celkové variability, což představuje 19,40% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené 1. ordinační osou. Zobrazeno 30 druhů s nejsilnější vazbou na geologii lokalit – zkratky druhů viz příloha 1.

4. 5. 2. 2. Historické faktory

Historická kontinuita lokalit

Zde mne zajímalo, jak moc je ovlivněno druhové složení na lokalitách tím, zda jednotlivé lokality existovaly na stejném místě i v minulosti a v případě, že existovaly, tak jak velká část dnešní lokality byla pleš i v minulosti (vyjádřeno jako procento překryvu současné a historické plochy lokality) – graf 13. Na lokality, které již v roce 1938 představovaly pleše se váží zejména druhy skalek jako např. *Galium glaucum*, *Trifolium medium*, *Cerastium brachypetalum*, *Echium vulgare*, *Asplenium trichomanes* či *Arenaria serpyllifolia*, které ke své existenci vyžadují kontinuitu bezlesí a v lesní krajině by pravděpodobně zanikly. Podobnou tendenci vykazují také druhy vázané na lokality, které přetrvávají na stejném místě od roku 1973 (v grafu není znázorněno, jelikož čistý vliv této proměnné po odečtení vlivu všech ostatních proměnných není průkazný). Na lokality, které přetrvávají na stejném místě od roku 2000 (to je samozřejmě většina lokalit) se váží často druhy, které charakterizují postupné zarůstání některých lokalit. Jsou to například tyto druhy: *Origanum vulgare*, *Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*. Jedná se často o mohutnější rostliny, které vyžadují více živin a rostou také na lokalitách s hluší půdou (tyto lokality pravděpodobně v minulosti

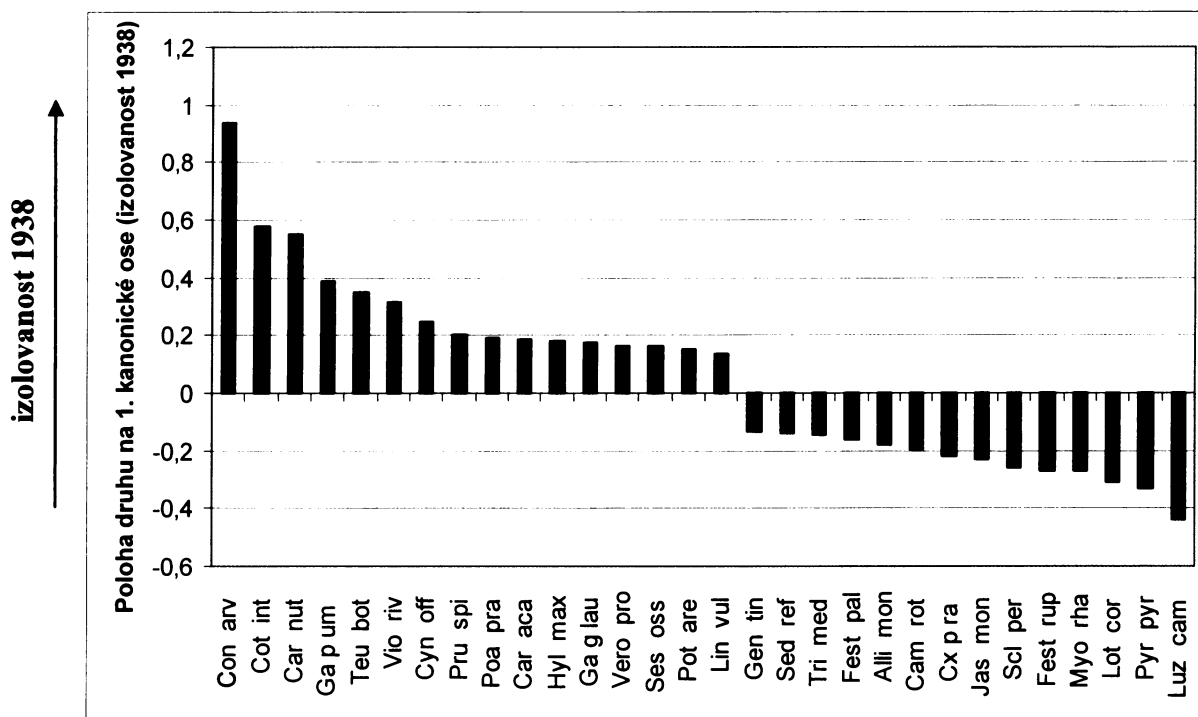
neexistovaly nebo nepřetržovaly až do současnosti). Kromě toho jsou na tyto lokality vázány také obecně přítomné druhy „stepních“ lokalit jako *Acinos arvensis* či *Cerastium arvense*.



Graf 13: CCA – Závislost výskytu druhů na historické kontinuitě pleší v minulosti – rok 1938 a 2000. $F = 1,398$, $p = 0,002$, obě kanonické osy dohromady vysvětlily 2,20% celkové variability, což je 17,60% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené prvními dvěma ordinačními osami. Zobrazeno 36 druhů s nejsilnější vazbou na historickou existenci lokalit – zkratky druhů viz příloha 1.

Historická izolovanost lokalit

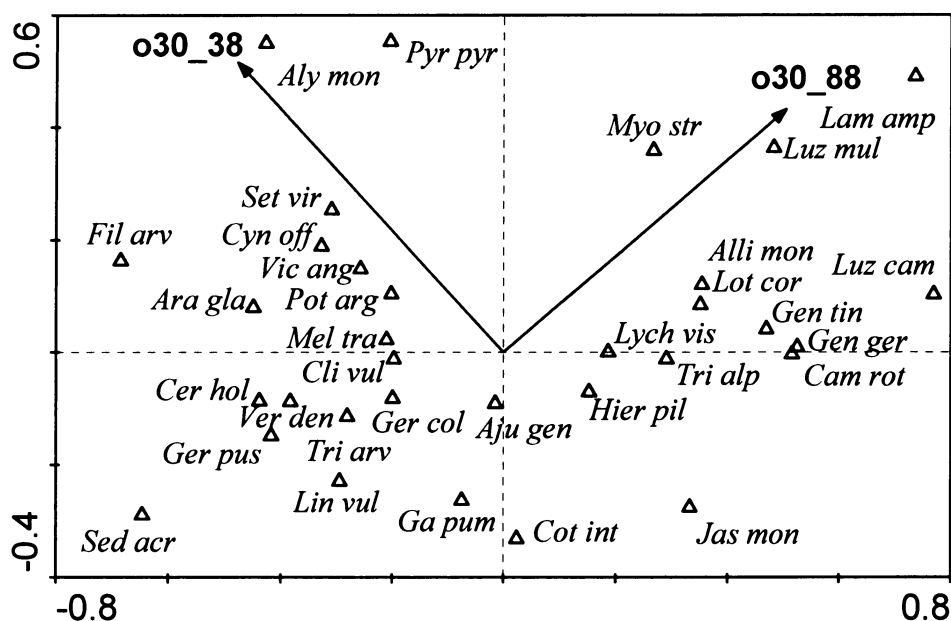
Graf 14 ukazuje, jak závisí druhové složení jednotlivých lokalit na tom, jak byly tyto lokality propojené (respektive izolované) s jinými bezlesými lokalitami v minulosti – v roce 1938. Na lokality, které byly již v minulosti dobře propojeny, se dnes váží druhy často mělkých půd a suchých trávníků, které jsou v krajině relativně hojně rozšířeny. Jsou to např. *Luzula campestris*, *Myosotis ramosissima*, *Festuca rupicola*, *Scleranthus perennis*, *Jasione montana*. Na historicky dobře propojené lokality se tak více váží druhy, které sami mají delší historii ve studovaném území (vyskytovaly se zde již dříve). Naopak lokality historicky izolované se vyznačují zastoupením druhů např. *Cotoneaster integerrimus*, *Galium pumilum*, *Teucrium botrys*. Časté jsou zde také druhy ruderalní jako *Convolvulus arvensis*, *Carduus nutans*, *Cynoglossum officinale*, *Carduus acanthoides*.



Graf 14: CCA – Závislost výskytu druhů na historické izolovanosti (respektive spojitosti) lokalit z roku 1938. Izolovanost lokalit roste s kladnými hodnotami na 1. kanonické ose. $F = 1,527$, $p = 0,030$, 1. osa vysvětlila 1,17% celkové variability, což představuje 17,46% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené 1. ordinační osou. Zobrazeno 30 druhů s nejsilnější vazbou na historickou izolovanost lokalit – zkratky druhů viz příloha 1.

Okolní plocha bezlesí v minulosti

Závislost druhového složení na velikosti plochy pleší, které se vyskytovaly kolem každé současné lokality v minulosti – rok 1938 a 1988 – zobrazuje graf 15. Ačkoliv je čistý vliv plochy pleší v okruhu 30 m z roku 1938 po odečtení vlivu všech ostatních proměnných neprůkazný (příliš koreluje se současnou plochou lokalit a dalšími parametry z roku 1938), rozhodla jsem se ho do grafu zahrnout. Uvádím zde tedy výsledek analýzy pouze po odečtení vlivu všech současných průkazných proměnných. Plocha pleší, která se vyskytovala kolem současných lokalit v roce 1938 se částečně podobala jejich dnešní rozloze. Na historickou plochu pleší z roku 1938 se váží druhy *Alyssum montanum*, *Filago arvensis*, *Cynoglossum officinale*, *Arabis glabra*, *Vicia angustifolia* či *Melica transsilvanica*. Zajímavé je, že také ruderalní druh *Setaria viridis*, který se v současné době dosti rozšířil v území, je vázán právě na rok 1938. V roce 1988 byla celková plocha bezlesí ve studovaném území za celou zkoumanou dobu největší, přesto však není patrné přílišné ovlivnění ruderalními druhy (např. *Lamium amplexicaule*). Na rok 1988 se nejsilněji váží druhy mělkých půd a skalek jako např. *Luzula multiflora*, *Luzula campestris*, *Allium senescens subsp. montanum*, *Lotus corniculatus*, *Genista tinctoria* či *Genista germanica*.



Graf 15: CCA – Závislost výskytu druhů na historické ploše pleší v okruhu 30 m kolem každé současné lokality – rok 1938 a 1988. $F = 1,379$, $p = 0,004$, obě kanonické osy dohromady vysvětlily 2,16% celkové variability, což je 17,28% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené prvními dvěma ordinačními osami. Zobrazeno 33 druhů s nejsilnější vazbou na historickou strukturu krajiny – zkratky druhů viz příloha 1.

4. 6. Počet druhů a parametry prostředí

Pro vyjádření závislosti počtu druhů na jednotlivých současných faktorech – zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, ploše, izolovanosti (tj. opak spojitosti), sklonu, radiaci, geologii; a historických faktorech – historický překryv lokalit v různých obdobích, historická izolovanost, podíl historické a současné plochy pleší, historická plocha pleší v okruhu 30 m jsem použila zobecněné lineární modely s normálním rozdělením a typem sumy čtverců tři, což poskytne čistý efekt každého faktoru po odečtení vlivu všech ostatních. Výsledky jednotlivých kroků analýz shrnuje tabulka 8. Řada faktorů je značně korelována s jinými faktory. Nejsilnější čistý vliv na počet druhů má ze současných faktorů dle očekávání plocha lokalit a dále zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy. Z historických faktorů je nejdůležitější plocha pleší, které se vyskytovaly kolem současných lokalit v okruhu 30 m v roce 1938. Čistý vliv dalších parametrů po odečtení vlivu všech ostatních proměnných jako kovariát průkazný není. Za zmínku však ještě stojí radiace lokalit a z historických faktorů historický překryv lokalit v roce 1938 a 1973, historická izolovanost v roce 1938, plocha pleší v okruhu 30 m z roku 1973, které významně přispívají k vysvětlení

variability v počtu druhů po odečtení vlivu všech průkazných současných proměnných jako kovariát.

Tabulka 8: Srovnání závislosti počtu druhů na jednotlivých současných a historických faktorech; a směr průkazné závislosti (pozitivní nebo negativní). Zobrazeno množství vysvětlené variability jednotlivými faktory po odečtení vlivu různých kovariát (viz tabulka 5), n.s. označuje nesignifikantní výsledek ($p > 0,05$), – analýza nebyla prováděna.

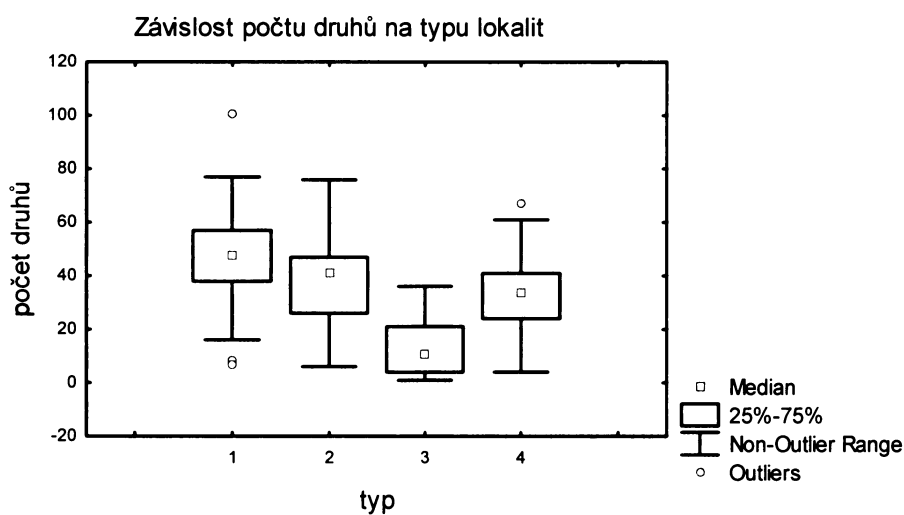
| | 1 | 2a | 2b | 3 | Směr průkazné závislosti |
|---------------------------------|----------------------------|--------------|--------------|---------------------|--------------------------------|
| | kov-souřadnice (15,69%) | kov-současné | kov-historie | kov-vše průkazné | |
| | vysvětleno | vysvětleno | vysvětleno | vysvětleno | |
| skála+měl.p+suť+hl.p | 13,46% | 6,52% | 8,03% | 5,96% | +/- * |
| log plocha | 34,28% | 10,00% | 6,40% | 11,68% | + |
| log izolovanost | n.s. | – | – | – | |
| sklon (median+max) | 13,31% | n.s. | 3,03% | n.s. | + |
| radiace (pros+cer) | 27,07% | 2,52% | 3,11% | n.s. | + |
| geologie | n.s. | – | – | – | |
| historie pleše (překryv) | 29,19% | 4,86% | n.s. | n.s. | |
| 1938 | 13,07% | 3,06% | n.s. | n.s. | + |
| 1973 | 16,94% | 4,11% | n.s. | n.s. | + |
| 1988 | 14,99% | n.s. | n.s. | n.s. | + |
| 2000 | 12,34% | n.s. | n.s. | n.s. | + |
| historická izolovanost | 4,09% | 2,78% | n.s. | n.s. | |
| 1938 | 4,09% | 2,78% | n.s. | n.s. | – |
| 1973 | n.s. | – | – | – | |
| 1988 | n.s. | – | – | – | |
| 2000 | n.s. | – | – | – | |
| hist.plocha pleši-okruh30m | 40,70% | 8,00% | 10,83% | 3,66% | |
| 1938 | 30,33% | 7,89% | 5,65% | 3,66% | + |
| 1973 | 20,69% | 2,76% | n.s. | n.s. | + |
| 1988 | 20,17% | n.s. | n.s. | n.s. | + |
| 2000 | 27,56% | n.s. | 1,69% | n.s. | + |
| podíl plocha minulá/současná | n.s. | – | – | – | |
| 1938 | n.s. | – | – | – | |
| 1973 | n.s. | – | – | – | |
| 1988 | n.s. | – | – | – | |
| 2000 | n.s. | – | – | – | |

* (+) pro skálu, (–) pro suť

4. 6. 1. Současné faktory

Typy lokalit – skála, mělká půda, suť, hlubší půda

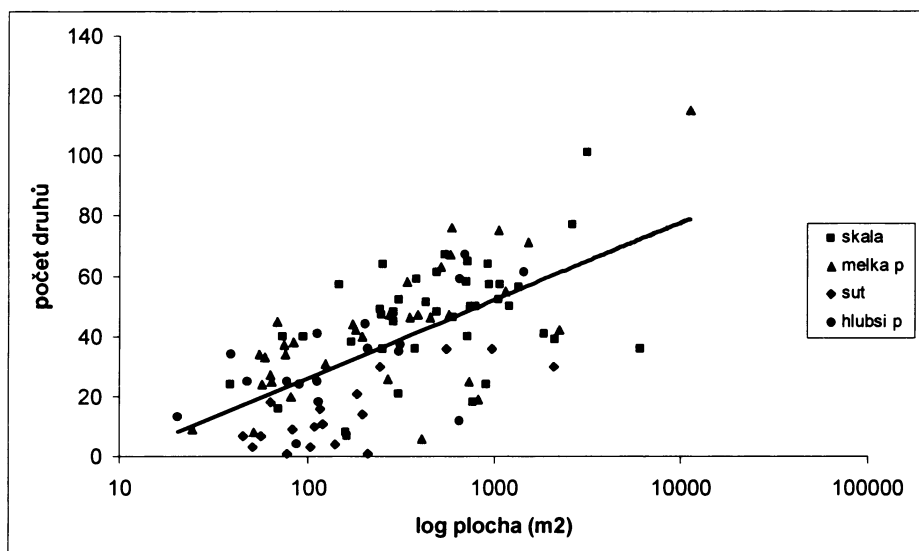
Z grafu 16 je patrné, že největší počet „stepních“ druhů je vázán na skalky a skály, které často tvoří tzv. skalní stepi, o něco méně druhů je vázaných na mělké i hlubší půdy (mezi oběma skupinami není velký rozdíl). Statisticky průkazný rozdíl v počtu druhů je pouze na lokalitách suťového charakteru v porovnání se všemi ostatními typy, kde se vyskytuje druhů nejméně. Rozdělení lokalit na jednotlivé typy viz příloha 3.



Graf 16: Závislost počtu druhů na typu lokalit: 1 – skála, 2 – mělká půda, 3 – suť, 4 – hlubší půda. Po odečtení vlivu souřadnic jako kovariát: $F_{3, 103} = 13,747$, $p < 0,001$, $R^2 = 24,11\%$.

Plocha a typ lokalit

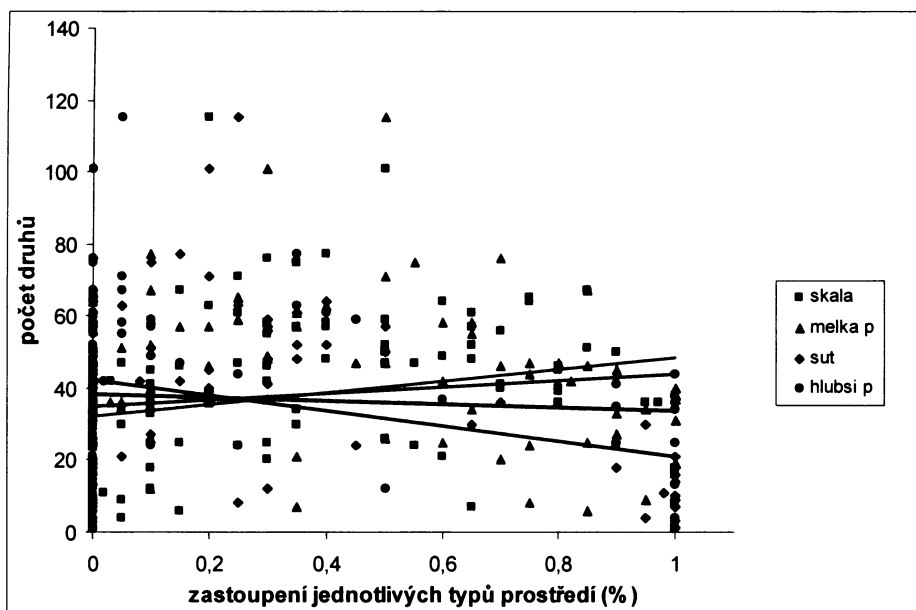
Z grafu 17 vyplývá, že čím je větší plocha lokality, tím se zde nachází více druhů. Druhů s plochou (log plocha) přibývá lineárně. Když navíc zohledníme, o jaký typ lokalit se jedná (každá lokalita přiřazena k určitému typu – skála, mělká půda, suť či hlubší půda), je patrné, že lokality s mělkou půdou a často i skály a skalky mají relativně více „stepních“ druhů úměrně pro danou velikost plochy než lokality na suti. Různě velké lokality s hlubší půdou mohou mít jak malý, tak i větší počet druhů, zde závisí zejména na jiných faktorech. Plocha lokalit vysvětlila 11,68% a typ lokalit 8,5% variability souboru.



Graf 17: Závislost počtu druhů na ploše a typu lokalit. Čistý vliv: $F_{1,95} = 40,516$, $p < 0,001$, $R^2 = 11,68\%$ pro log plocha a $F_{3,95} = 10,856$, $p < 0,001$, $R^2 = 8,5\%$ pro typ lokalit.

Procentuelní zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy

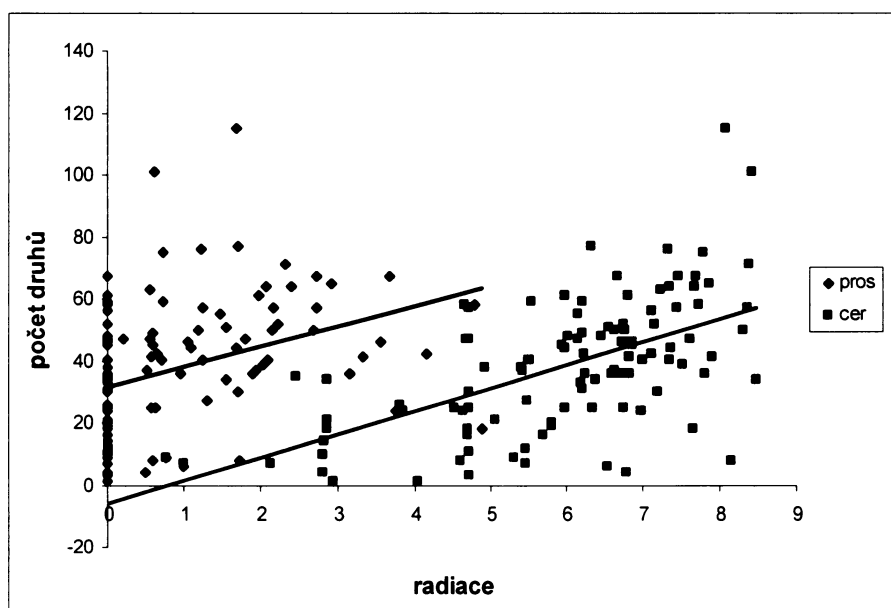
Většina studovaných lokalit však není tvořena pouze jedním typem prostředí, ale v různém poměru jich zde bývá zastoupeno několik. Závislost počtu druhů na procentuelním zastoupení jednotlivých typů prostředí na lokalitě (skála, mělká půda, suť, hlubší půda) zobrazuje graf 18. Z grafického vyjádření je patrné, že největší počet druhů je na heterogenních lokalitách složených z mozaiky všech typů prostředí, když je však lokalita tvořena pouze jedním typem prostředí, největší počet druhů je na skalních lokalitách a skalkách a nejméně druhů je na suti. Z grafu je dále patrné, že počet druhů roste s rostoucím zastoupením skály a mělké půdy na lokalitě (samostatný vliv mělké půdy však není průkazný) a klesá s přibývajícím zastoupením suti. Počet druhů není ovlivněn množstvím hlubší půdy na lokalitě. Všechny tyto parametry dohromady vysvětlily 5,96% variability.



Graf 18: Závislost počtu druhů na procentuelním zastoupení skály, mělké půdy, suti, hlubší půdy. Čistý vliv: $F_{3, 95} = 6,894$, $p < 0,001$, $R^2 = 5,96\%$.

Potenciální přímá radiace lokalit

Graf 19 ukazuje závislost počtu druhů na potenciální přímé radiaci v prosinci a v červnu a to po odečtení vlivu pouze všech současných průkazných proměnných z kroku 1 jako kovariát (viz tabulka 8), jelikož po odstranění vlivu i historie není čistý vliv radiace průkazný. Lokality, na něž dopadá více slunečního záření, mají větší počet „stepních“ druhů, což ukazuje na význam radiace právě pro „stepní“ prvky. Radiace vysvětlila 2,52% variability.

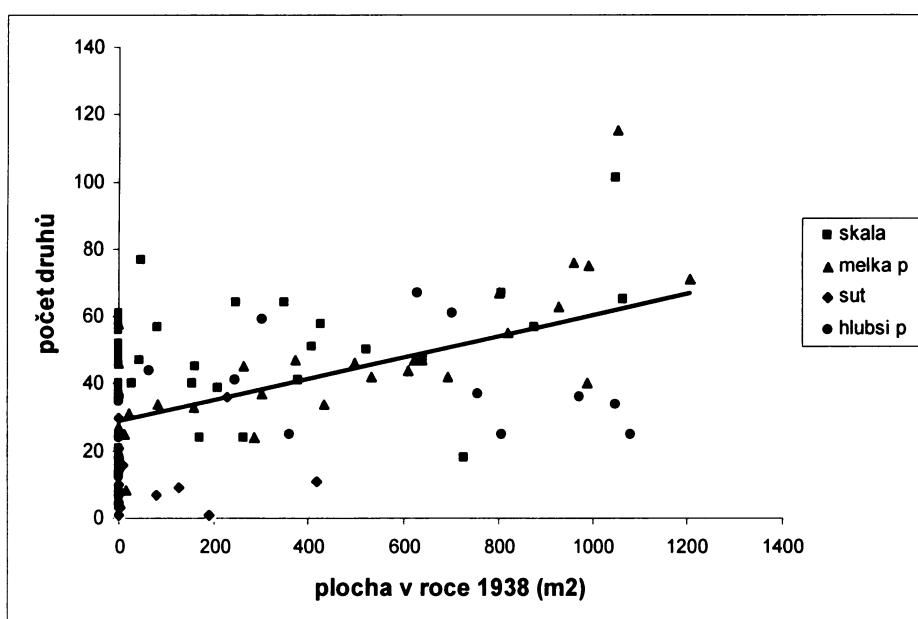


Graf 19: Závislost počtu druhů na potenciální přímé radiaci lokalit – 21. prosinec a 21. červen. Čistý vliv: $F_{2, 98} = 3,415$, $p = 0,037$, $R^2 = 2,52\%$.

4. 6. 2. Historické faktory

Okolní plocha bezlesí v minulosti

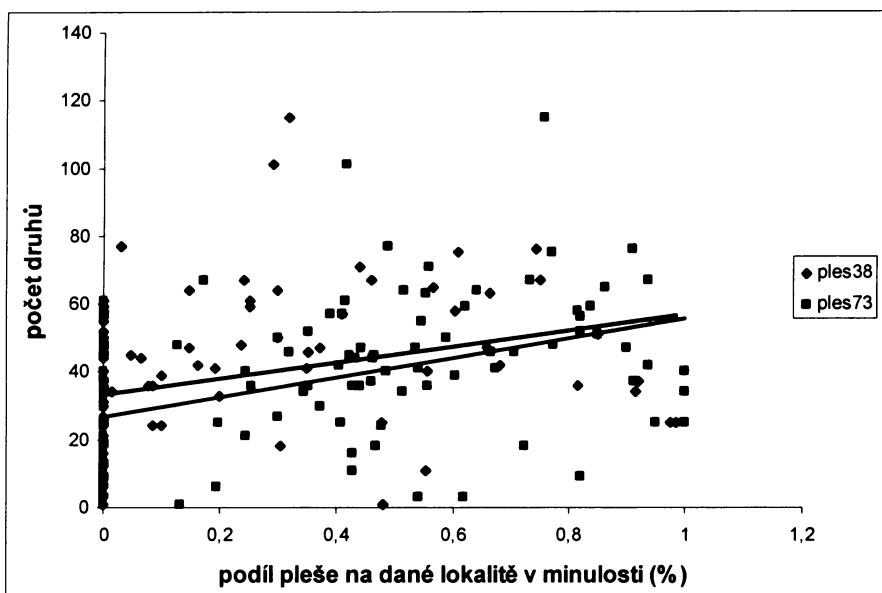
Graf 20 ukazuje, že čím větší plocha bezlesí se vyskytovala kolem dnešních lokalit v okruhu 30 m v roce 1938, tím více „stepních“ druhů se zde dnes vyskytuje. Zajímavé, avšak ne překvapující je, že lokality, které byly v minulosti více obklopené bezlesím jsou zejména skály, skalky a suché trávníky, zatímco suťové lokality v krajině příliš zastoupeny nebyly a pokud ano, tak byly obklopeny jen malou plochou bezlesí a úměrně k tomu mají také malý počet druhů. Pro přežívání „stepních“ druhů v krajině je nejvíce důležitým historickým faktorem právě plocha bezlesí v okolí studovaných lokalit v roce 1938, která vysvětluje 3,66% variability souboru.



Graf 20: Závislost počtu druhů na historické ploše pleší v okruhu 30 m kolem každé současné lokality v roce 1938. Barevně rozlišeny lokality podle jejich dnešního typu. Čistý vliv: $F_{1,95} = 12,706$, $p < 0,001$, $R^2 = 3,66\%$.

Historická kontinuita lokalit

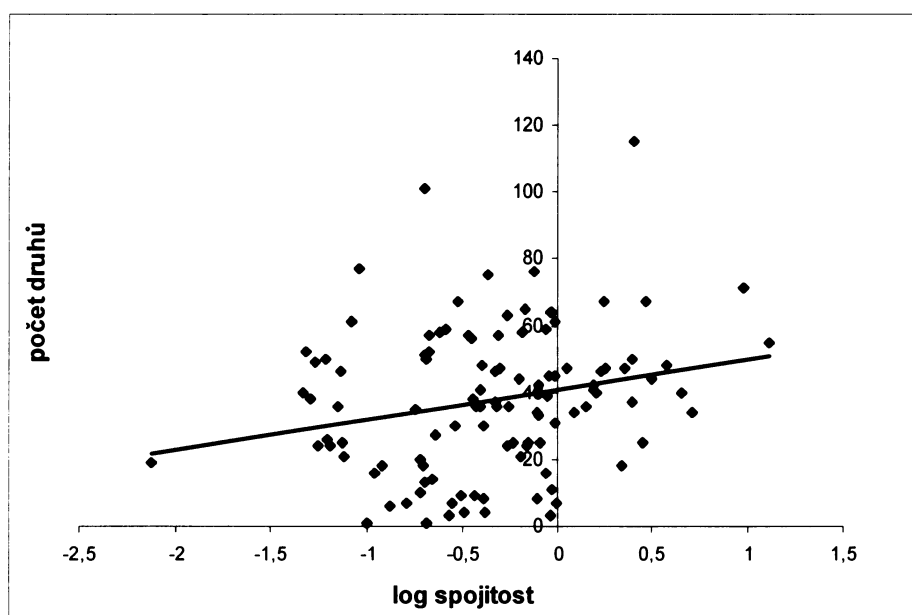
Graf 21 znázorňuje, že čím větší část dnešní lokality byla pleší i v minulosti – v roce 1938 i 1973 (vyjádřeno jako procento překryvu současné a historické plochy lokality), tím více „stepních“ druhů se na takovýchto lokalitách vyskytuje dnes. Tedy pleše, které existují na stejném místě nepřetržitě již od roku 1938 nebo 1973 jsou druhově nejbohatší. Čistý vliv tohoto parametru je však průkazný pouze po odečtení vlivu všech současných proměnných jako kovariát (z kroku 1), jelikož pravděpodobně příliš koreluje s dalšími historickými faktory. Kontinuita lokalit od roku 1938 a 1973 dohromady vysvětlí 4,86% variability v počtu druhů.



Graf 21: Závislost počtu druhů na historické kontinuitě pleší – rok 1938 a 1973. Čistý vliv: $F_{1,97} = 8,958$, $p = 0,004$, $R^2 = 3,06\%$ pro rok 1938; $F_{1,97} = 12,428$, $p < 0,001$, $R^2 = 4,11\%$ pro rok 1973.

Historická izolovanost lokalit

Graf 22 znázorňuje, že lokality, které byly izolované v minulosti (v roce 1938) mají i dnes průkazně méně druhů než lokality, které byly dobře propojené s jinými bezlesými lokalitami. Historicky izolované lokality měly tedy menší příležitost na to, aby byly obsazeny velkým počtem „stepních“ druhů. Čistý vliv historické izolovanosti je však opět průkazný pouze po odečtení vlivu všech současných proměnných jako kovariát (z kroku 1) a vysvětluje 2,78% variability.

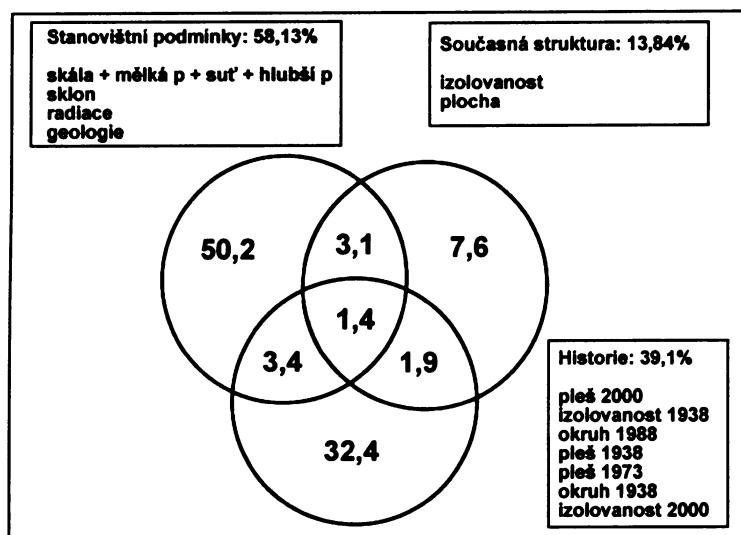


Graf 22: Závislost počtu druhů na historické izolovanosti (respektive spojitosti) pleší v roce 1938. Čistý vliv: $F_{1,97} = 8,049$, $p = 0,006$, $R^2 = 2,78\%$.

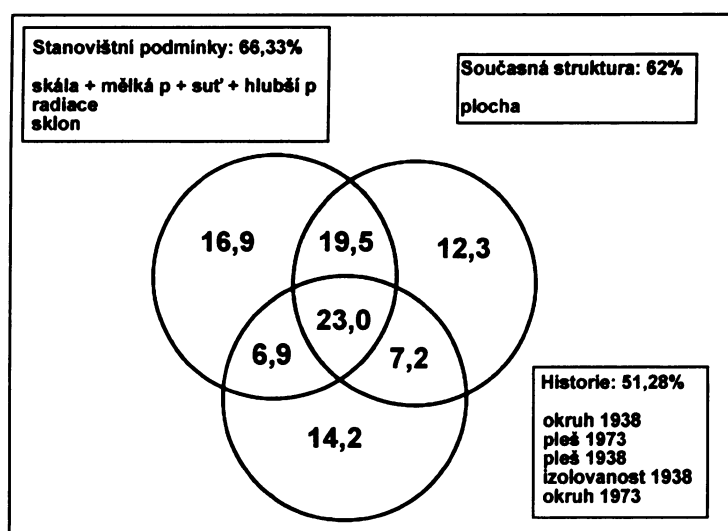
4. 7. Relativní význam současných a historických faktorů

Zjišťovala jsem podíl variability vysvětlené znalostí všech současných faktorů a všech historických faktorů jako celku a to jak pro druhové složení, tak pro počet druhů. Skupinu současných faktorů jsem ještě rozdělila na lokální stanovištní podmínky a současnou strukturu krajiny. Skupinu lokálních stanovištních podmínek představují všechny proměnné, které mají průkazný vliv na druhové složení/počet druhů po odečtení vlivu současné nebo historické struktury krajiny, do současné struktury krajiny zahrnuji ty proměnné, které jsou průkazné po odečtení vlivu historie nebo stanovištních podmínek, a do skupiny historických faktorů zařazuji všechny proměnné, které mají průkazný vliv po odečtení vlivu všech současných faktorů, případně po odečtení vlivu všech průkazných faktorů (krok 3). Vybrané proměnné jsou znázorněny v rámečcích na obrázku 6 pro druhové složení a na obrázku 7 pro počet druhů (seřazeny sestupně podle množství vysvětlené variability). Poté jsem provedla rozklad variability dat. Celkem vysvětlily všechny tři tyto skupiny proměnných 26% variability ve druhovém složení a 66,88% variability v počtu druhů. Relativní části (přepočteno na procenta) této variability vyjadřují čísla v množinách na obrázku 6 a 7. Čísla v rámečcích ukazují relativní část vysvětlené variability danou skupinou proměnných bez jakýchkoliv kovariát.

Nejvíce variability ve druhovém složení vysvětlují lokální stanovištní podmínky (polovinu variability), čistý vliv historie lokality představuje téměř třetinu variability, kterou jsem schopna vysvětlit, zatímco současná struktura krajiny vysvětlí variability poměrně málo. V případě závislosti počtu druhů je také nejvíce variability vysvětleno lokálními stanovištními podmínky, avšak čistý vliv současné i historické struktury krajiny vysvětlí variability jen o něco málo méně. Navíc množství variability, kterou jsem schopna vysvětlit zjišťovanými parametry charakterizujícími současnou i historickou strukturu, je téměř shodné. Velká část variability v počtu druhů je také dána všemi zjišťovanými faktory (asi čtvrtina) a nelze říci, které z nich jsou důležitější.



Obrázek 6: Relativní části (%) celkové variability ve druhovém složení, stanoveno pomocí rozkladu variability – analýzy CCA. Lokální stanovištní podmínky a parametry současné i historické struktury krajiny seřazeny podle klesající významnosti. Čísla v rámečcích vyjadřují relativní % variability vysvětlené danou skupinou z variability, kterou se podařilo vysvětlit pomocí všech tří skupin.



Obrázek 7: Relativní části (%) celkové variability v závislosti počtu druhů, stanoveno pomocí rozkladu variability. Lokální stanovištní podmínky a parametry současné i historické struktury krajiny seřazeny podle klesající významnosti. Čísla v rámečcích vyjadřují relativní % variability vysvětlené danou skupinou z variability, kterou se podařilo vysvětlit pomocí všech tří skupin.

Dále jsem zjišťovala, jaký vliv má historie na druhové složení i počet druhů v různých časových obdobích – rok 1938, 1973, 1988, 2000. Pomineme-li význam historické struktury krajiny z velice nedávné minulosti – rok 2000 (za takto krátkou dobu se struktura krajiny příliš nezměnila), největší vliv a to jak na počet druhů, tak i na druhové složení má historická struktura krajiny z roku 1938. Skutečné množství variability vysvětlené jednotlivými roky, ale

také skutečný celkový vliv historie a současných faktorů na druhové složení i počet druhů zachycuje tabulka 9.

Tabulka 9: Skutečné množství variability (%) ve druhovém složení a v počtu druhů vysvětlené všemi současnými faktory (rozděleno na stanovištní podmínky a současnou strukturu krajiny) a všemi historickými faktory (rozděleno na jednotlivá časová období – rok 1938, 1973, 1988, 2000). Vyjádřen čistý vliv všech faktorů po odečtení vlivu ostatních skupin, n.s. označuje nesignifikantní výsledek ($p > 0,05$).

| | druhové složení | počet druhů |
|---------------------------|------------------------|--------------------|
| | vysvětleno | vysvětleno |
| současné faktory | 15,83% | 32,59% |
| stanovištní podmínky | 13,05% | 11,33% |
| souč. struktura krajiny | 1,98% | 8,19% |
| historické faktory | 8,41% | 9,49% |
| 1938 | 3,15% | 4,87% |
| 1973 | n.s. | n.s. |
| 1988 | 1,26% | n.s. |
| 2000 | 2,52% | n.s. |

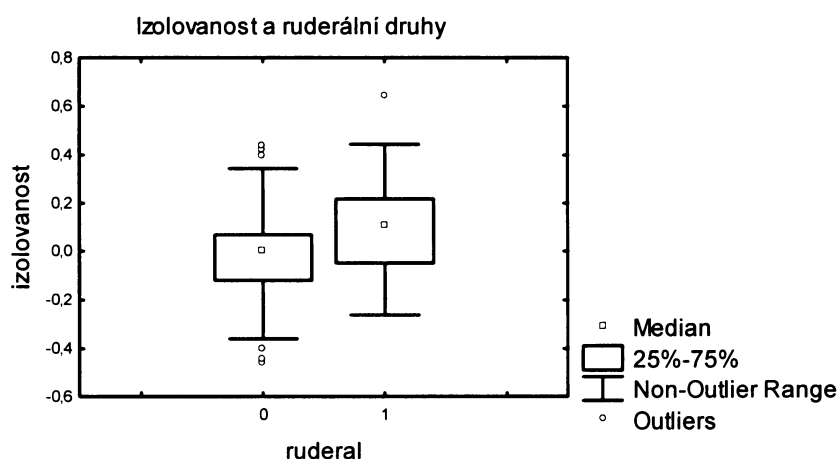
4. 8. Vlastnosti druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit

Tabulka 10 ukazuje, které vlastnosti druhů jsou důležité pro jejich výskyt na lokalitách s různými charakteristikami majícími průkazný vliv na druhové složení (zastoupení skály, mělké půdy, suti a hlubší půdy, plocha, izolovanost, sklon (pouze hodnota maxima sklonu – vysvětlí více variability), radiace (pouze v prosinci), geologie, překryv lokalit v roce 1938, 1973, 2000, historická izolovanost v roce 1938 a 2000, historická plocha pleší v okruhu 30 m v roce 1938, 1988).

Na pleších se obecně vyskytují druhy světlomilné (průměrná hodnota pro světlo je 7,4), teplomilné (průměrná hodnota pro teplotu je 6,1) a suchomilné (průměrná hodnota pro vlhkost je 3,6). Na lokalitách s hlubší půdou, suti a na izolovaných lokalitách (i historicky) se vyskytují druhy vázané na relativně vyšší obsah živin v půdě, zatímco na skály a skalky se váží na živiny nenáročné druhy (průměrná hodnota pro živiny je 3,4, což indikuje spíše chudá stanoviště). Druhy pleší nedosahují velkých rozměrů (průměrná výška se pohybuje v rozmezí 0,2–0,6 m), výška rostlin však není významná pro žádnou ze studovaných charakteristik lokalit. Podobně je to také s dobou kvetení. Na každou lokalitu se totiž váží jak druhy kvetoucí brzy na jaře, tak také druhy vytvářející letní aspekt. Pouze na historicky větší plochu pleší (rok 1938) se váží více druhy vykvétající brzy zjara. Převládající životní formou jsou hemikryptofyty a terofyty, na jaře jsou významné také geofyty. Na pleše, jež byly v minulosti (rok 1938 a 1988) obklopeny větší plochou bezlesí, se dnes váží více také chamaefyty, případně fanerofyty, což může odrážet zarůstání starých lokalit a zmenšování jejich plochy.

Na základě přiřazení k jednotlivým strategiím převažují na pleších nevyhraněné C-S-R druhy. Významnou část tvoří také S, C, C-S, C-R strategové, kteří se více váží na skalní lokality. Na izolované lokality (i historicky) se nejvíce váží C-R strategové. Podle vztahu k opylovačům zde převažují druhy opylované hmyzem, samosprašné nebo větrosprašné (jelikož samosprašné druhy jsou často opylovány i jiným způsobem – zejména hmyzem nebo větrem, nebyla tato kategorie v analýzách samostatně rozlišována). Způsob opylení rostlin však není rozhodující pro výskyt druhů na různých lokalitách.

Analýzy vlastností druhů dále ukazují, že druhy, které jsem označila jako ruderalní, se častěji váží na větší a více izolované lokality, které tak postupně zarůstají (graf 23). Také na historicky staré lokality nebo obklopené větší plochou bezlesí – rok 1938 a 1973 se více váží ruderalní druhy, zatímco na historicky mladší lokality – rok 1988, 2000 se více váží druhy, které ruderalní nejsou. Dále pak na lokality s mělkou půdou, lokality více spojitě (i historicky), s větší radiací a větší okolní historickou plochou (rok 1988) se více váží druhy, které byly v krajině zaznamenány již dříve – v roce 1975, 1994 a 2001.



Graf 23: Závislost výskytu ruderalních druhů na izolovanosti lokalit, 1 – druhy ruderalní, 0 – druhy neruderalní; $F_{1, 111} = 6,337$, $p = 0,013$, $R^2 = 5,4\%$.

Jelikož bylo provedeno velké množství jednotlivých testů (256), mohla by být pouze náhoda, že některé z nich vyšly průkazné. Proto jsem z binomického rozdělení spočítala, jaká je pravděpodobnost, že skutečně získaný počet průkazných testů mohou získat náhodou při pravděpodobnosti, že každý jeden test vyjde náhodou v 5% případů (web 3). Pro celkový počet 35 průkazných testů je pravděpodobnost náhody velice malá – 0,00000185%, což ukazuje, že existuje nějaký vztah mezi vlastnostmi druhů a jejich vazbou na určitá stanoviště. Tedy například to, že se některé druhy váží jen na určitý typ lokalit a ne na jiný, není dané jen

náhodou, ale odráží určité přizpůsobení druhů (podle jejich vlastností) na podmínky panující právě na těchto lokalitách (např. obrázek 8). Mezi nejvýznamnější vlastnosti druhů patří jejich reakce na zásobení stanoviště dusíkem (živinami), zda je druh ruderalní či ne a také životní strategie druhů. Lokality, na něž se nejvíce váží druhy se specifickými vlastnostmi jsou lokality izolované (i historicky), lokality s větším zastoupením skály a skalky a lokality v minulosti obklopené větší plochou pleší.



Obrázek 8: *Jovibarba globifera* na skalce pod Týřovem.

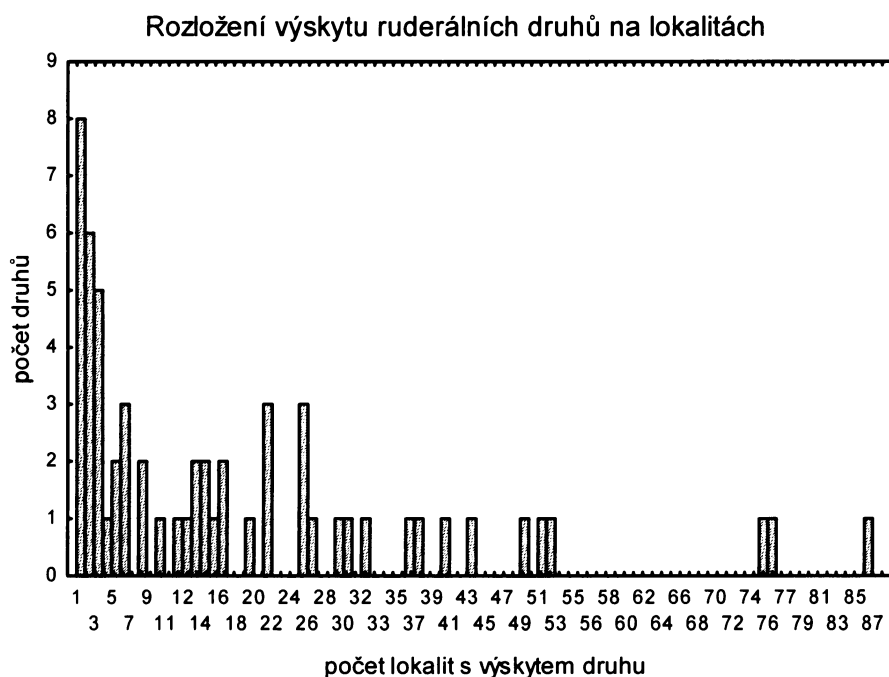
Tabulka 10: Vlastnosti druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit mající průkazný vliv na druhové složení (odpovídá analýzám z kroku 3, 2a druhového složení). Ellenbergovy indikační hodnoty (dle Ellenberg et al. 1991), průměrná výška rostlinných druhů (m), doba kvetení – od kdy, délka kvetení (měsíce), životní forma (dle Raunkiaer 1934), CSR strategie (dle Grime 1979), opylení – hmyz/vítr, druh je/není ruderalní, 1975 – druh poprvé zaznamenaný v roce 1975 (Knížetová 1975), 1994 – druh poprvé zaznamenaný nebo opětovně zaznamenaný v roce 1994 (Kučera et Mannová 1994), 2001 – druh poprvé zaznamenaný nebo opětovně zaznamenaný v roce 2001 (Kolbek et al. 2001a). Čísla v tabulce představují p-hodnotu, v závorce uveden směr průkazné závislosti, příp. konkrétní průkazná hodnota (zkratky viz tabulka 2). Signifikantní hodnoty zvýrazněny ($p > 0,05$).

Tabulka 10: Vlastnosti druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit.

| | skála | mělká p | suť | hlubší p | plocha | izol | sklon | radiace | geologie | pleš 38 | pleš 73 | pleš 00 | izol 38 | izol 00 | okruh 38 | okruh 88 |
|-------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|---------|--------------|---------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| světlo | 0,008 | 0,224 | 0,009 | 0,326 | 0,985 | 0,597 | 0,568 | 0,704 | 0,7 | 0,302 | 0,248 | 0,721 | 0,716 | 0,838 | 0,102 | 0,305 |
| | (+) | | (-) | | | | | | | | | | | | | |
| teplota | 0,167 | 0,319 | 0,5 | 0,617 | 0,73 | 0,295 | 0,342 | 0,131 | 0,5 | 0,621 | 0,434 | 0,615 | 0,08 | 0,509 | 0,128 | 0,094 |
| kontinentalita | 0,969 | 0,878 | 0,596 | 0,369 | 0,497 | 0,231 | 0,626 | 0,539 | 0,118 | 0,507 | 0,381 | 0,226 | 0,387 | 0,128 | 0,108 | 0,053 |
| vlhkost | < 0,001 | 0,839 | 0,01 | 0,189 | 0,407 | 0,545 | 0,999 | 0,44 | 0,739 | 0,855 | 0,252 | 0,14 | 0,69 | 0,064 | 0,057 | 0,348 |
| | (-) | | (+) | | | | | | | | | | | | | |
| půdní reakce | 0,8 | 0,223 | 0,808 | 0,291 | 0,536 | 0,018 | 0,126 | 0,288 | 0,329 | 0,469 | 0,899 | 0,488 | 0,074 | 0,185 | 0,002 | 0,286 |
| | | | | | | (+) | | | | | | | | | (+) | |
| zásobení dusíkem | < 0,001 | 0,203 | 0,007 | 0,021 | 0,522 | 0,011 | 0,919 | 0,136 | 0,038 | 0,967 | 0,45 | 0,064 | 0,013 | 0,007 | < 0,001 | 0,007 |
| | (-) | | (+) | (+) | | (+) | | | (+) | | | | (+) | (+) | (+) | (-) |
| výška | 0,441 | 0,159 | 0,144 | 0,34 | 0,677 | 0,743 | 0,375 | 0,426 | 0,537 | 0,63 | 0,491 | 0,511 | 0,299 | 0,457 | 0,1 | 0,458 |
| kvetení od | 0,139 | 0,297 | 0,78 | 0,31 | 0,079 | 0,969 | 0,408 | 0,36 | 0,514 | 0,907 | 0,887 | 0,981 | 0,75 | 0,768 | 0,008 | 0,062 |
| | | | | | | | | | | | | | | | (jaro) | |
| délka kvetení | 0,115 | 0,95 | 0,11 | 0,617 | 0,163 | 0,461 | 0,703 | 0,521 | 0,429 | 0,576 | 0,806 | 0,078 | 0,504 | 0,579 | 0,394 | 0,056 |
| život.fорма | 0,724 | 0,243 | 0,897 | 0,678 | 0,178 | 0,94 | 0,527 | 0,246 | 0,291 | 0,543 | 0,208 | 0,867 | 0,798 | 0,639 | 0,013 | 0,01 |
| | | | | | | | | | | | | | | | (F,H,I,T) | (F,CH,H) |
| CSR | 0,038 | 0,936 | 0,157 | 0,246 | 0,184 | 0,002 | 0,951 | 0,85 | 0,469 | 0,495 | 0,172 | 0,234 | 0,01 | 0,255 | 0,648 | 0,421 |
| | (S,CSR) | | | | | (CR) | | | | | | | (CR) | | | |
| opylení | 0,862 | 0,773 | 0,266 | 0,553 | 0,977 | 0,402 | 0,38 | 0,172 | 0,797 | 0,09 | 0,61 | 0,963 | 0,151 | 0,949 | 0,123 | 0,864 |
| ruderální | 0,125 | 0,836 | 0,252 | 0,689 | 0,021 | 0,013 | 0,966 | 0,264 | 0,091 | 0,274 | 0,002 | 0,696 | 0,223 | 0,015 | 0,002 | 0,017 |
| | | | | | (+) | (+) | | | | | (+) | | | (-) | (+) | (-) |
| 1975 | 0,614 | 0,145 | 0,063 | 0,601 | 0,477 | 0,101 | 0,722 | 0,077 | 0,5 | 0,289 | 0,193 | 0,907 | 0,017 | 0,935 | 0,508 | 0,059 |
| | | | | | | | | | | | | | (-) | | | |
| 1994 | 0,728 | 0,028 | 0,36 | 0,31 | 0,608 | 0,008 | 0,909 | 0,002 | 0,892 | 0,995 | 0,307 | 0,264 | 0,746 | 0,011 | 0,073 | 0,027 |
| | | (+) | | | | (-) | | (+) | | | | | | (+) | | (+) |
| 2001 | 0,983 | 0,378 | 0,977 | 0,447 | 0,232 | 0,069 | 0,645 | 0,001 | 0,499 | 0,921 | 0,462 | 0,383 | 0,928 | 0,039 | 0,074 | 0,252 |
| | | | | | | | | (+) | | | | | | (+) | | (+) |

4. 9. Změna druhového složení v nedávné minulosti

Tabulka 11 uvádí seznam zaznamenaných ruderálních druhů na studovaných lokalitách. Celkem bylo zaznamenáno 44 nelesních ruderálních druhů z celkového počtu 194 „stepních“ druhů, což činí 22,7% celkového druhového složení pleší (nebo 58 všech ruderálních druhů z celkového počtu 297 druhů, což je 19,5%). Většina těchto druhů není v krajině příliš hojná a vyskytují se na méně než 20% lokalit (pouze 17 druhů včetně ruderálních lesních druhů se vyskytuje alespoň na 22 lokalitách) – graf 24. Z 58 ruderálních druhů je pět invazních (1,7% z celkového počtu druhů): *Cardaria draba*, *Geranium pyrenaicum*, *Viola odorata*, z toho dva druhy se vyskytují i v okolních lesích: *Ballota nigra*, *Impatiens parviflora*.



Graf 24: Rozložení výskytu ruderálních druhů na lokalitách. Tři nejhojnější druhy: *Carex muricata*, *Viola arvensis*, *Fallopia convolvulus*.

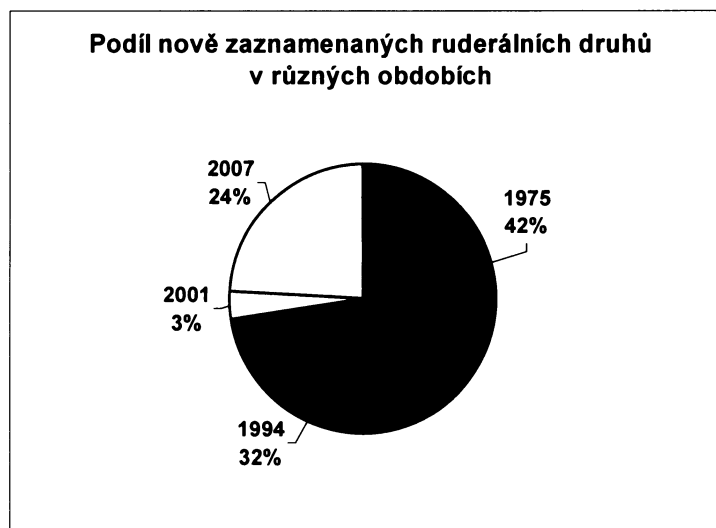
Tabulka 11: Ruderální druhy zaznamenané na studovaných lokalitách (poslední 14 oddělených druhů představuje ruderální druhy, které se vyskytují i v okolních lesích a do analýz nebyly zahrnuty). Ar/neo – zda je druh archofyt či neofyt; invaze: cas - náhodný výskyt, v přírodě se nemnoží; nat - naturalizace, rozmnožuje se v přírodě, trvalý výskyt; inv - invaze, šíření v přírodě; 1975, 1994, 2001 – výskyt druhu v roce 1975, 1994, 2001; poc lok – počet lokalit s výskytem druhu. Zvýrazněné druhy jsou nově zaznamenané oproti předchozím výzkumům.

| | ar/neo | invaze | 1975 | 1994 | 2001 | poc lok |
|---------------------------------|---------|--------|------|------|------|---------|
| <i>Anchusa officinalis</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 32 |
| Anthemis arvensis | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> | | | 1 | 1 | 1 | 41 |
| <i>Artemisia absinthium</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 37 |
| Atropa bella-donna | | | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Barbarea vulgaris</i> | | | 0 | 1 | 1 | 17 |
| Bromus sterilis | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 14 |
| <i>Campanula rapunculoides</i> | | | 1 | 1 | 1 | 2 |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 6 |
| Cardaria draba | ar | inv | 0 | 0 | 0 | 8 |
| Carduus acanthoides | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 25 |
| <i>Carduus nutans</i> | | | 1 | 1 | 1 | 12 |
| <i>Carex muricata</i> agg. | | | 1 | 1 | 1 | 87 |
| <i>Cerintho minor</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 2 |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 14 |
| <i>Cruciata laevipes</i> | | | 1 | 1 | 1 | 3 |
| <i>Cynoglossum officinale</i> | | | 1 | 1 | 1 | 20 |
| <i>Digitalis grandiflora</i> | | | 1 | 1 | 1 | 22 |
| <i>Epilobium collinum</i> | | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Erodium cicutarium</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 6 |
| Fumaria schleicheri | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Geranium pusillum</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 16 |
| Geranium pyrenaicum | neo1819 | inv | 0 | 0 | 0 | 6 |
| <i>Chenopodium album</i> s.str. | | | 0 | 1 | 1 | 3 |
| Chenopodium polyspermum | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Lactuca serriola</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Lactuca viminea</i> | | | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Lamium amplexicaule</i> | arl | nat | 0 | 1 | 1 | 8 |
| <i>Lappula squarrosa</i> | ar | nat | 1 | 1 | 0 | 2 |
| <i>Linaria vulgaris</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 25 |
| <i>Microrrhinum minus</i> | ar | nat | 0 | 0 | 1 | 2 |
| <i>Myosotis arvensis</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 25 |
| Onopordum acanthium | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Papaver dubium agg. | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Senecio viscosus</i> | | | 0 | 1 | 1 | 38 |
| <i>Setaria viridis</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 15 |
| <i>Sonchus arvensis</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 5 |
| Triticum aestivum | ar | cas | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Verbascum densiflorum</i> | | | 0 | 1 | 1 | 22 |
| <i>Veronica arvensis</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 10 |
| <i>Vicia angustifolia</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 22 |
| <i>Vicia tetrasperma</i> | | | 1 | 1 | 1 | 30 |
| <i>Viola arvensis</i> | | | 0 | 1 | 1 | 76 |
| <i>Viola odorata</i> | ar | inv | 0 | 1 | 1 | 1 |

Ruderální druhy lesní

| | | | | | | |
|---------------------------------------|---------|-----|---|---|---|----|
| <i>Ballota nigra</i> | ar | inv | 0 | 1 | 1 | 15 |
| <i>Calamagrostis epigejos</i> | | | 1 | 1 | 1 | 13 |
| <i>Fallopia convolvulus</i> | ar | nat | 0 | 0 | 0 | 75 |
| <i>Chelidonium majus</i> | ar | nat | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Impatiens parviflora</i> | neo1870 | inv | 1 | 1 | 1 | 52 |
| <i>Lamium purpureum</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 17 |
| <i>Lapsana communis</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 44 |
| <i>Persicaria hydropiper</i> | | | 0 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Persicaria lapathifolia</i> | | | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Poa annua</i> | | | 1 | 1 | 1 | 4 |
| <i>Polygonum aviculare</i> | ar | nat | 0 | 1 | 1 | 29 |
| <i>Rubus sp.</i> | | | 1 | 1 | 1 | 26 |
| <i>Sambucus nigra</i> | | | 1 | 1 | 1 | 49 |
| <i>Urtica dioica</i> | | | 1 | 1 | 1 | 51 |

Podíl nově zaznamenaných ruderálních druhů v různých obdobích – rok 1975, 1994, 2001 (Knížetová 1975, Kučera et Mannová 1994 a Kolbek et al. 2001a) a v současné době zachycuje obrázek 9. V roce 1975 bylo celkem zaznamenáno 24 ruderálních druhů, z toho byl pouze jeden druh invazní: *Impatiens parviflora*. Do roku 1994 vzrostl počet ruderálních druhů o 18, v roce 2001* bylo zaznamenáno pouze o 2 druhy více, avšak do roku 2007 vzrostl jejich počet o dalších 14 (v tabulce 10 zvýrazněny).



Obrázek 9: Podíl nově zaznamenaných ruderálních druhů v různých obdobích – rok 1975, 1994, 2001, 2007. Rok 1975 zahrnuje všechny zaznamenané ruderální druhy v tomto období, jelikož není s čím srovnávat.

* Rok 2001 je rok vydání této publikace, druhy tedy musely být zaznamenány již dříve.

Shrnutí výsledků analýz vazby ruderálních druhů (pouze nelesních) a jejich vlastností na různé charakteristiky lokalit ukazuje tabulka 12. Také o ruderálních druzích lze říci, že se jedná o slunné, teplomilné, suboceanické až subkontinentální druhy, které jsou vázány na vyšší obsah živin v půdě (v porovnání se všemi ostatními druhy) – průměrná hodnota pro zásobení dusíkem je 5,81. Na historicky staré lokality z roku 1938 se však více váží ruderální druhy méně náročné na živiny. Lokality s převažující mělkou půdou jsou více zarůstány vyššími ruderálními druhy, zatímco na sutě a lokalitě, v jejichž okolí se v roce 1938 vyskytovala větší plocha pleší, se dnes váží ruderální druhy, které dosahují menších rozměrů. Na lokalitách, které byly v roce 1988 obklopeny větší plochou pleší se dnes vyskytují více druhy kvetoucí brzy zjara, na lokalitách s hlubší půdou pak druhy kvetoucí alespoň 3 měsíce. Převažující životní formou jsou terofyty a hemikryptofyty. Z životních strategií jsou nejvíce zastoupeny C-R, R, C-S-R druhy. Žádná z životních strategií však není významně vázána na určitou charakteristiku lokalit. Vazba druhů na historickou strukturu krajiny ukazuje, že na historicky starých lokalitách a lokalitách obklopených větší plochou pleší se dnes vyskytuje více ruderálních druhů, které byly v krajině zaznamenány již dříve (v roce 1994 a 2001). Navíc na rok 1973 se více váží invazní druhy.

Stejně jako v případě analýz vazby všech druhů a jejich vlastností na různé charakteristiky lokalit, bylo i zde – pro druhy ruderální – provedeno velké množství jednotlivých testů (256). Pro celkový počet 24 průkazných testů je pravděpodobnost, že by takové množství testů vyšlo průkazných zcela náhodou také poměrně malá – 0,135%, což ukazuje, že také vazba ruderálních druhů na určitá stanoviště závisí na jejich vlastnostech. Tato část práce má pouze informativní charakter, jelikož do příslušných analýz vstupovalo pouze 44 ruderálních nelesních druhů.

Tabulka 12: Vlastnosti ruderálních druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit mající průkazný vliv na druhové složení (odpovídá analýzám z kroku 3, 2a druhového složení). Ellenbergovy indikační hodnoty (dle Ellenberg et al. 1991), průměrná výška rostlinných druhů (m), doba kvetení – od kdy, délka kvetení (měsíce), životní forma (dle Raunkiaer 1934), CSR strategie (dle Grime 1979), opylení – hmyz/vítr, 1975 – druh poprvé zaznamenaný v roce 1975 (Knížetová 1975), 1994 – druh poprvé zaznamenaný nebo opětovně zaznamenaný v roce 1994 (Kučera et Mannová 1994), 2001 – druh poprvé zaznamenaný nebo opětovně zaznamenaný v roce 2001 (Kolbek et al. 2001a), invazibilita druhů (dle Pyšek et al. 2002b). Čísla v tabulce představují p-hodnotu, v závorce uveden směr průkazné závislosti, příp. konkrétní průkazná hodnota (zkratky viz tabulka 2). Signifikantní hodnoty zvýrazněny ($p > 0,05$).

Tabulka 12: Vlastnosti ruderálních druhů a jejich vazba na různé charakteristiky lokalit.

| | skála | mělká p | sut' | hlubší p | plocha | izol | sklon | radiace | geologie | pleš 38 | pleš 73 | pleš 00 | izol 38 | izol 00 | okruh 38 | okruh 88 |
|------------------|-------|---------|-------|----------|--------|-------|-------|---------|----------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|----------|
| světlo | 0,197 | 0,674 | 0,032 | 0,661 | 0,264 | 0,35 | 0,044 | 0,111 | 0,501 | 0,017 | 0,86 | 0,613 | 0,119 | 0,58 | 0,028 | 0,171 |
| teplo | 0,572 | 0,209 | 0,645 | 0,069 | 0,388 | 0,082 | 0,122 | 0,452 | 0,042 | 0,287 | 0,645 | 0,135 | 0,992 | 0,044 | 0,314 | 0,423 |
| kontinentalita | 0,078 | 0,537 | 0,018 | 0,059 | 0,884 | 0,391 | 0,003 | 0,821 | 0,829 | 0,323 | 0,154 | 0,015 | 0,477 | 0,627 | 0,366 | 0,316 |
| vlhkost | 0,695 | 0,473 | 0,573 | 0,95 | 0,792 | 0,232 | 0,202 | 0,726 | 0,844 | 0,425 | 0,993 | 0,029 | 0,656 | 0,408 | 0,5 | 0,09 |
| půdní reakce | 0,36 | 0,283 | 0,394 | 0,121 | 0,908 | 0,22 | 0,369 | 0,888 | 0,434 | 0,003 | 0,944 | 0,756 | 0,834 | 0,665 | 0,398 | 0,086 |
| zásobení dusíkem | 0,095 | 0,54 | 0,704 | 0,371 | 0,385 | 0,354 | 0,284 | 0,055 | 0,687 | 0,025 | 0,413 | 0,445 | 0,152 | 0,987 | 0,953 | 0,196 |
| výška | 0,661 | 0,025 | 0,026 | 0,744 | 0,411 | 0,945 | 0,133 | 0,36 | 0,697 | 0,691 | 0,299 | 0,19 | 0,742 | 0,453 | 0,011 | 0,343 |
| kvetení od | 0,537 | 0,582 | 0,251 | 0,589 | 0,834 | 0,138 | 0,794 | 0,383 | 0,282 | 0,678 | 0,979 | 0,665 | 0,402 | 0,071 | 0,284 | 0,011 |
| délka kvetení | 0,75 | 0,072 | 0,509 | 0,037 | 0,123 | 0,979 | 0,528 | 0,393 | 0,922 | 0,92 | 0,72 | 0,899 | 0,675 | 0,78 | 0,829 | 0,64 |
| život.forma | 0,576 | 0,236 | 0,259 | 0,165 | 0,435 | 0,38 | 0,002 | 0,315 | 0,997 | 0,895 | 0,78 | 0,801 | 0,453 | 0,803 | 0,354 | 0,853 |
| CSR | 0,881 | 0,214 | 0,052 | 0,983 | 0,443 | 0,943 | 0,607 | 0,655 | 0,933 | 0,675 | 0,785 | 0,185 | 0,452 | 0,875 | 0,196 | 0,849 |
| opylení | 0,883 | 0,957 | 0,957 | 0,789 | 0,072 | 0,833 | 0,518 | 0,943 | 0,518 | 0,734 | 0,834 | 0,57 | 0,674 | 0,711 | 0,885 | 0,533 |
| 1975 | 0,981 | 0,907 | 0,443 | 0,535 | 0,514 | 0,833 | 0,116 | 0,451 | 0,33 | 0,148 | 0,873 | 0,144 | 0,259 | 0,563 | 0,968 | 0,256 |
| 1994 | 0,437 | 0,2 | 0,251 | 0,199 | 0,206 | 0,841 | 0,727 | 0,184 | 0,825 | 0,017 | 0,967 | 0,031 | 0,953 | 0,678 | 0,039 | 0,32 |
| 2001 | 0,564 | 0,126 | 0,053 | 0,528 | 0,672 | 0,545 | 0,32 | 0,429 | 0,249 | 0,024 | 0,521 | 0,228 | 0,682 | 0,669 | 0,223 | 0,035 |
| invaze | 0,054 | 0,472 | 0,189 | 0,067 | 0,295 | 0,52 | 0,459 | 0,204 | 0,551 | 0,71 | 0,049 | 0,104 | 0,051 | 0,721 | 0,311 | 0,265 |

5. Diskuse

O tom, jak platné jsou závěry jakéhokoli výzkumu, rozhoduje v první řadě kvalita vstupních dat a až poté jejich zpracování a interpretace. Zmíním se proto nejprve o některých problémech týkajících se zvolené metodiky a o možných zdrojích chyb při sběru dat a teprve poté se budu věnovat vlastní interpretaci výsledků.

5. 1. Diskuse použité metodiky

5. 1. 1. Data získaná v terénu

Jako způsob sběru dat o charakteru vegetace pleší jsem zvolila vytváření celých druhových soupisů na jednotlivých lokalitách. Zaznamenávala jsem tedy data typu absence/prezence. Tento způsob sběru dat ve fragmentované krajině není nikterak ojedinělý, byl použit při studiu druhového složení zejména v lesích (např. Jacquemyn et al. 2001a, Kolb et Diekmann 2004), na vřesovištích (Piessens et al. 2004) a také diverzity druhů ve vápnitých trávnicích (Adrieans et al. 2006). Při studiu izolovaných ostrůvků lokalit je totiž mnohem více důležité, které druhy se vyskytují na celé lokalitě, než například to, jakou mají jednotlivé druhy pokryvnost na určité vymezené ploše. Vytvářením fytoecologických snímků bych sice dostala poměrně přesnou informaci o tom, jaký vegetační typ se na které lokalitě vyskytuje, ale na druhou stranu by tímto způsobem mohly být zanedbány vzácnější nebo méně hojné druhy, které právě mohou být fragmentací krajiny ovlivněny.

Proto, aby bylo možné sledovat vliv fragmentace krajiny (zejména vliv izolovanosti lokalit) na výskyt druhů, bylo nutné vyloučit z druhových soupisů ty druhy, které se vyskytovaly nejen na pleších, ale i v okolních lesích. Jak totiž ukazují mnohé studie (Krauss et al. 2004, Kolb et Diekmann 2005, Adrieans et al. 2006), izolovanost lokalit ovlivňuje druhové bohatství jen specializovaných druhů, které jsou vázány jen na určité typy lokalit a navíc mají často omezený disperzní potenciál pro migraci mezi ostrůvky zbylých lokalit, zatímco generalisté (z hlediska svého výskytu) jsou schopni využít i jiné typy lokalit a proto nejsou izolovaností významně ovlivněni. Adrieans et al. (2006) dokonce říkají, že vliv izolovanosti nelze pozorovat, pokud její vliv netestujeme odděleně jen pro specializované druhy, jelikož přítomnost generalistů skryje tento efekt. Vymezení druhů specializovaných pouze na pleše jsem provedla na základě vlastního terénního pozorování. Za „stepní“ druhy tak považuji všechny druhy zaznamenané pouze na pleších, které v rámci studovaného území nevstupují také do okolních lesů. Výše zmínění autoři však provedli výběr specializovaných druhů podle vlastností druhů charakterizujících klíčové procesy šíření, usazení a přežívání druhů na lokalitách (Kolb et Diekmann 2005, Adrieans et al. 2006) nebo podle přednostního

výskytu druhů na konkrétních typech lokalit dle příslušné literatury (Krauss et al. 2004). Domnívám se však, že vymezení specializovaných druhů na určitý typ stanovišť dle terénního pozorování je realističtější a přesněji odráží skutečnou situaci – alespoň v takové krajině jako je mnou studované území tvořené mozaikou bezlesí (pleší) a rozvolněných lesů – jelikož i druh (např. *Pyrethrum corymbosum*), který dává přednost spíše otevřené krajině se může v rozvolněném lese poměrně snadno vyskytovat. Odlišné vymezení specializovaných druhů může vést k odlišným výsledkům.

Na každé lokalitě jsem zaznamenávala informace o charakteru dané pleše. Na základě různé hloubky půdy na lokalitách jsem vymezila 4 kategorie – skála, mělká půda, hlubší půda a suť. Na každé lokalitě jsem pak zaznamenala procentuelní zastoupení jednotlivých kategorií. Současně jsem lokalitu přiřadila k převažujícímu typu podle hloubky půdy. Nevýhodou takového vymezení jednotlivých typů lokalit je, že mnohé lokality nebyly tvořeny pouze jedním typem substrátu, ale mozaikou všech těchto kategorií, které byly navíc často zastoupeny v podobném poměru. Tak například lokalita 10, která je tvořena ze 40% skálou a skalkou, 10% tvoří volné kameny, 15% suť a na 35% lokality se vyskytuje hlubší půda, byla sice přiřazena ke kategorii „skála“, která zde převažuje, ačkoliv téměř shodně by mohla být zařazena také do kategorie s „hlubší půdou“. V takovém případě jsem při zařazování pleší do jednotlivých kategorií zvažovala také celkový vzhled lokality v porovnání s dalšími lokalitami přiřazenými ke stejnému typu. Přesnější informaci o charakteru pleší poskytuje práce s procentuelním zastoupením jednotlivých kategorií na každé lokalitě. Ani toto vymezení však není úplně ideální. V průběhu terénního výzkumu se totiž ukázalo, že by bylo vhodnější vymezit více kategorií – zejména v kategorii mělká půda, která zahrnuje jak suché trávníky vyskytující se na mělké půdě, tak také lokality, které sice mají mělkou půdu, ale je zde jen velice málo vegetace. Jelikož však další kategorie nebyla vymezena hned od prvních lokalit, nebylo možné ji používat. Jako vhodnější řešení tohoto problému mohlo být skutečné měření hloubky půdy a ne pouhý odhad, který pravděpodobně více vypovídá o tom, jak daná pleš vypadá. Skutečné měření hloubky by ale vyžadovalo velké množství vpichů, což by nakonec stejně vedlo k odhadu hloubky z omezeného počtu měření. I přes tento nedostatek lze zastoupení jednotlivých kategorií považovat za poměrně dobrý ukazatel heterogenity lokalit. Trochu podobně hodnotí heterogenitu lokalit také někteří autoři – například v lesích Jacquemyn et al. (2001b) nebo v polopřirozených trávnících Öster et al. (2007), kteří vymezily na lokalitách různé typy vegetace na základě společného výskytu druhů se shodnými nároky.

Kromě heterogenity lokalit je pro výskyt stepních druhů významná řada dalších stanovištních podmínek a abiotických faktorů. Jak uvádí Kučera et Mannová (1998) výskyt pleší (a tedy i stepních druhů) je podmíněn kombinací vrcholového a říčního fenoménu, expozicí, klimatem, geologickými a půdními poměry. Významnou roli hraje také tvar reliéfu, průběh a sklon svahů (Husová 1990). Dále působí i zeměpisná poloha, nadmořská výška, půdní a vzdušná vlhkost a další (Mannová 1994). Mnohé z těchto abiotických proměnných byly zjišťovány, přesto však by bylo výhodné získat také informace o půdních vlastnostech, zejména o množství živin, vláhě, skeletovitosti půd a podobně. Odběr a zpracování půdních vzorků je však poměrně náročné (finančně i časově) a proto nakonec nebylo provedeno. Také vliv orientace na druhové složení a počet druhů na lokalitách samostatně zkoumán nebyl, jelikož orientace sama o sobě nic neříká (důležitá je kombinace se sklonem). Navíc jsou hodnoty orientace umístěny „do kruhu“ a tak se s nimi také špatně počítá (např. rozdíl 1° a 359°). Hodnoty orientace byly proto použity pouze pro výpočet radiace na lokalitách.

5. 1. 2. Historická data

Základním zdrojem historických dat pro tuto práci byly letecké snímky studovaného území. Jak jsem již výše zmiňovala, k zodpovězení otázky týkající se historických změn ve struktuře krajiny jsem původně předpokládala využívání informací zejména ze starých map a případně doplněné o informace z leteckých snímků. Ačkoliv využití dat ze starých map se jeví jako jednodušší a lépe dostupné, pro účely této práce je zcela nedostačující. Na žádné z těchto map (Státní mapy odvozené z padesátých a osmdesátých let 20. století) totiž není zanesena jakákoliv informace o výskytu bezlesí, ačkoliv tam jistě bylo. Jedinou dostupnou informací je zaznamenání výskytu skal ve studovaném území na mapách z osmdesátých let, na než bude pravděpodobně vázán i výskyt pleší. Tato informace však není dostačující a proto tyto materiály nebylo možné použít. Pravděpodobným důvodem, proč tyto mapy neobsahují dostatečné množství informací je, že území, v němž práce probíhala, je poměrně málo ovlivněné člověkem a to zejména pro jeho špatnou přístupnost a také nemožnost hospodářského využití. Státní mapy odvozené zachycují totiž zejména způsob využití půdy v daném období (Chýlová 2005). Jelikož půda na pleších nebyla využívána (nebo jen nahodile), například jako pole nebo pastviny (s výjimkou jediné pastviny v okolí zříceniny Týřova), nebyly pleše na těchto mapách odlišovány od okolních lesů. Navíc většina z nich zaujímá jen malou plochu.

Výhodou práce s leteckými snímky je, že na rozdíl od výše zmíněných map mohou poskytnout poměrně přesné informace o historické struktuře krajiny. Řadu problémů a

nepřesností spojených s využitím Státních map odvozených popisuje ve své práci Chýlová (2005). Avšak ani práce s leteckými snímky není bezchybná a bezproblémová. Pomineme-li značnou zejména časovou, ale i technickou náročnost při jejich rektifikaci a následném zpracování, je nutné si uvědomit, že na každém dílčím kroku tohoto zpracování může dojít ke vzniku určitých nepřesností pocházejících ať už ze struktury samotného leteckého snímku nebo nahromaděním drobných nepřesností při vlastním zpracování. Různé chyby se přitom mohou sčítat, odečítat nebo násobit.

Prvním a nejvíce zásadním omezením je kvalita leteckých snímků. V této práci používám snímky ze čtyř časových období – rok 1938, 1973, 1988, 2000, přičemž každý snímek a to i v rámci stejného období je jiné kvality a odstínů šedi (jedná se o černobílé letecké snímky), což komplikuje další zpracování. Rozdíly mezi leteckými snímky jsou dané jednak tím, kdy byly pořízeny – tedy ve kterém roce, ale i ve kterém ročním období (v případě, že se jedná o období, kdy mají stromy opadané listy, je práce mnohem komplikovanější). Dále pak záleží na tom, z jaké výšky byly snímky nafoceny, ze kterého směru, ale také jaké bylo právě počasí, což je důležité zejména pro geomorfologicky členité území jakým je NPR Týřov a její okolí. Důsledkem dvou posledních zmíněných faktorů se může stát, že některé pleše mohou být buď zcela nebo zčásti v zástínu nebo zákrytu některého z kopců a díky tomu nemusely být ve struktuře tehdejší krajiny zaznamenány. Jelikož jsem si tohoto nedostatku vědoma, snažila jsem alespoň na místech, kde se dnes nachází skála, danou lokalitu dohledat. Ideální by v takovém případě bylo kombinovat informace z leteckých snímků s dalšími podklady, zejména starými mapami. Takováto kombinovaná metoda je pro studium vegetace na krajinné úrovni poměrně častá, avšak často také spojována s využitím půdy v minulosti (Cousins et Eriksson 2002, Kolb et Diekmann 2004, Adrieans et al. 2006).

Dalším zdrojem nepřesností je ortorektifikace leteckých snímků, která je důležitá pro jejich zanesení do souřadného systému. Celý proces je však poměrně složitý a vyžaduje dodání řady vnějších informací (vlíčovacích bodů a digitálního modelu terénu), které také nemusí být dostatečně přesné. Ačkoliv je ortorektifikace provedená s využitím digitálního modelu terénu považována za nejpřesnější metodu převedení leteckých snímků do zvoleného mapového zobrazení (web 4), drobným nepřesnostem se nevyhneme. Tyto nepřesnosti byly korigovány na základě známých a trvalých bodů v terénu.

Posledním krokem zpracování leteckých snímků byla jejich klasifikace. Jelikož jsou snímky černobílé, bylo obtížné vybrat vhodný program, který by byl schopen klasifikovat krajinu jen podle různých odstínů šedi. Proto byl zvolen program Definiens, který je navíc schopen pracovat i se strukturou a texturou klasifikovaných objektů. Jelikož je v jednotlivých

obdobích možné pozorovat určité rozdíly v zapojenosti porostů, například mezi rokem 1988 a současností, předpokládala jsem, že provedu klasifikaci krajiny na několik kategorií – např. porosty zapojené, rozvolněné lesy, bezlesí a podobně. Vzhledem k velice rozdílné kvalitě jednotlivých snímků toto nebylo možné a proto klasifikuji krajinu pouze na les a bezlesí. Ke každému snímku bylo navíc nutné přistupovat individuálně a to i v rámci jednoho roku. Ačkoliv byly klasifikační parametry nastaveny co možná nejlépe, přesto bylo nutné vymezené „lokality“ zkontrolovat a ručně upravit jejich plochu a tvar, aby odpovídaly skutečnému bezlesí v dané době.

I přes výše uvedené nedostatky však práce s leteckými snímky poskytne cenné informace o historické struktuře krajiny a jejích změnách.

5. 1. 3. Parametry charakterizující strukturu krajiny

Významným parametrem popisujícím strukturu krajiny je vyjádření míry izolovanosti, respektive spojitosti lokalit. Na izolovanost lokalit se dá pohlížet mnoha způsoby. Pro své analýzy jsem použila index izolovanosti dle Tremlová-Blažková (2005), který jsem částečně zjednodušila, aby odpovídal požadavkům studia krajiny a ne jednotlivých druhů (autorka totiž do výpočtu zahrnuje také obsazenost či vhodnost lokalit pro studované druhy). Tento přístup uvažuje plochu okolních lokalit (ve zvoleném okruhu) váženou druhou mocninou vzdálenosti lokality, pro níž izolovanost počítám, od všech ostatních lokalit. Podobný, avšak ne úplně stejný způsob výpočtu používá i řada studií (Lindborg et Eriksson 2004, Kolb et Diekmann 2005, Cousins et al. 2007). Adriaens et al. (2006) navíc ještě uvažují i plochu lokality, pro níž izolovanost počítají. Můžeme se však setkat s výpočtem izolovanosti, který bere v potaz pouze vzdálenost k nejbližší lokalitě či několika nejbližším lokalitám (Jacquemyn et al. 2001a, Kolb et Diekmann 2005) nebo který uvažuje pouze plochu okolních lokalit v určitém okruhu (Kolb et Diekmann 2005), což je spíše opak izolovanosti představující celkové množství možných zdrojů semen kolem každé lokality.

Piessens et al. (2004) poskytují srovnání všech výše uvedených způsobů výpočtu izolovanosti. Jako nejlepší způsob, který nejlépe popíše strukturu krajiny, uvádějí měření spojitosti založené na vzdálenosti lokalit vážené jejich plochou, tedy měření nejvíce podobné mnou uvažovanému výpočtu. Koncentrické měření izolovanosti je podle jejich pozorování také dobré, zejména, když se uvažuje větší velikost okruhu (např. s poloměrem 500 m). Stejným způsobem jsem vyjadřovala další proměnnou charakterizující historickou strukturu krajiny – tedy historickou plochu pleší, které se vyskytovaly v okolí současných studovaných

lokalit. Na rozdíl však od této práce se jako nejvýznamnější velikost okruhu jevila právě ta nejmenší (okruh o poloměru 30 m).

Další odlišnosti ve výpočtu izolovanosti plynou také ze způsobu vyjádření vzdálenosti mezi lokalitami. Jedna z možností (a to je i můj případ) je počítat vzdálenost středů jednotlivých lokalit (Kolb et Diekmann 2005), většina ostatních zmíněných autorů však uvažuje nejkratší možnou vzdálenost mezi okraji lokalit. Možná by bylo přesnější uvažovat vzdálenost druhým způsobem, avšak většina studovaných lokalit dosahuje malých rozměrů a jejich tvar není nikterak protáhlý, a proto by pravděpodobně výsledky analýz s hodnotami izolovanosti, vypočtenými ze vzdáleností okrajů lokalit, nebyly výrazně odlišné. Navíc lze vzdálenost středů snadněji vypočítat.

5. 1. 4. Vlastnosti druhů

Jako doplňující informace byly studovány také vlastnosti druhů a jejich význam pro rozšíření druhů na lokalitách s různými charakteristikami. Zvolila jsem takové vlastnosti, které je možné snadno získat (z literatury, databázi) a to pokud možno pro všechny zaznamenané druhy na lokalitách. Z hlediska studia vlivu struktury krajiny na rozšíření druhů jsem si však vědoma, že by bylo výhodné získat také informace vypovídající o šíření rostlinných druhů, tedy zejména o množství a šířitelnosti semen, vlastnostech semenné banky a podobně (Dupré et Ehrlén 2002, Kolb et Diekmann 2005, Tremlová-Blažková 2005). Získání takovýchto informací je však práce sama o sobě značně náročná, vyžadující další terénní pozorování a každopádně přesahující rámec této práce.

5. 2. Diskuse výsledků

5. 2. 1. Změny ve struktuře krajiny

V posledních několika desetiletích došlo k významným změnám ve struktuře studované krajiny, které ovlivnily výskyt stepních druhů. Tyto změny nejsou zdaleka tak dramatické jako je tomu v případě jiných studií provedených v polopřirozených trávnicích zejména v Belgii (Adrieans et al. 2006) a ve Švédsku (Eriksson et al. 2002), kde se pokles plochy lokalit pohyboval často až kolem 90%.

Křivoklátsko si jako jedno z mála území naší republiky uchovalo velkou lesnatost nepřetržitě i v minulosti. Ostatní části našeho státu však čelily několika vlnám intenzivního odlesňování a to zejména ve středověku, v dobách velkého vzrůstu počtu obyvatelstva, které potřebovalo zemědělskou půdu pro svoji obživu. Jak lze tento odlišný vývoj na Křivoklátsku vysvětlit? Křivoklátsko mělo v minulosti zcela jiný význam. Sloužilo totiž českým králům

jako honbiště zvěře a to nejen z důvodu kratochvíle, ale zejména pro zásobování dvorní kuchyně zvěřinou a kůžemi. Královské hvozdy byly nejen málo osídleny, ale také bylo zakázáno lesy kácet, pást zde dobytek a podobně, aby tak nebyla zmenšována honební plocha (Kolbek et al. 2003). Vrchol lidského tlaku na Křivoklátsko nastal tedy až mnohem později, v 18. a 19. století, kdy se i pleše používaly například jako zdroj píce (Blažková 1996).

Ze stavu přírody a krajiny na sklonku 19. století pravděpodobně vychází rozložení pleší ve studovaném území v roce 1938. Je zcela zřejmé, že některé lokality byly činností člověka ovlivněny, avšak celková plocha pleší byla v této době nejmenší (oproti ostatním zkoumaným obdobím). V krajině bylo tehdy zaznamenáno méně lokalit, ale byly relativně větší v porovnání s dnešním stavem. Nárůst bezlesé plochy lze pozorovat v dalších obdobích – v roce 1973 a ještě více pak v roce 1988. Jednotlivé lokality v té době doznaly značných změn a to zejména v jejich velikosti a propojenosti (oboje bylo zvýšeno). V souladu s vývojem krajiny ve střední a západní Evropě by se však spíše očekávalo, že tomu bude přesně naopak (Eriksson et al. 2002, Kraus et al. 2004). Tedy, že když upadne tlak na využití veškeré dostupné půdy, bude se zvyšovat fragmentace krajiny a proto plocha a spojitost lokalit bude klesat. Tento odlišný vývoj ve struktuře studované krajiny lze vysvětlit vysokými stavy zvěře majícími nepříznivý vliv na rozvoj lesa (Moucha et al. 2003). Již v roce 1935 byla na sousedním Zbirožském panství vysazena mufloní zvěř, která se postupně rozšířila i na Týřov (struktura krajiny v roce 1938 tím tedy ještě ovlivněna nebyla). V sedmdesátých letech byla ve studovaném území dokonce pořízena malá obora pro muflony, čímž se ještě více posílila jejich populace. V osmdesátých letech byl proto vývoj lesa již značně limitován jejich početními stavy. Stav v území byl neudržitelný a proto v devadesátých letech došlo k podstatnému snížení počtu muflonů. Avšak i v současné době je jejich početnost stále vysoká. Další důležitou událostí, která nastala v průběhu sedmdesátých let a ovlivnila tedy rozlohu bezlesí zejména v letech osmdesátých, bylo chronické odumírání starých doubrav. Podstata lesa ale nebyla ohrožena a nedošlo k plošným rozpadům porostů (Moucha et al. 2003).

V současné době je patrné postupné zarůstání a zmenšování pleší. V území se sice vyskytuje nejvíce lokalit za celé zkoumané období, ale je to dané hlavně jejich větší rozdrobeností a izolovaností, protože zejména v roce 1973 a 1988 byly pleše mnohem více propojené. V současné době tedy můžeme ve studované krajině sledovat postupující fragmentaci.

Krajina studovaného území tedy prošla značnými proměnami, které se projeví zejména v zastoupení lesa a bezlesí – pleší. Kromě přírodních podmínek se na udržení bezlesí

v krajině významně podílí také zvěř (Moucha et al. 2003). Otázkou však je, jak moc ovlivňují vysoké stavy zvěře také výskyt stepních druhů. Kolbek (1996) uvádí, že mnohá, často vzácná společenstva jsou muflony devastována a díky tomu dochází k jejich celkovému ochuzení až úplnému zničení. Například společenstvo *Antherico-Callunetum* bylo zničeno a společenstva *Pulsatillo-Festucetum* a *Polytricho-Scleranthetum* jsou na ústupu.

5. 2. 2. Druhové složení a parametry prostředí

Pokud uvažujeme pouze druhové složení na jednotlivých lokalitách, bez ohledu na to, které faktory jej podmiňují, vymezí se tři skupiny druhů vyskytujících se spolu. Z tohoto rozložení druhů je patrné, že hlavním gradientem určujícím druhové složení pleší je hloubka půdy, představující spíše celkový charakter jednotlivých lokalit – od skály, přes mělkou půdu až k suti. To umožňuje rozlišit druhy, které jsou vázány svým výskytem na skály či skalky a na suché trávníky a druhy vyžadující spíše hlubší půdy či suť s vyšším obsahem živin. Ve druhovém složení je také možné pozorovat prolínání druhů relativně hlubších půd s druhy mělkých půd a sutí. To se odráží i ve skutečném terénu. V místech, kde je svah prudší, se substrát nedokáže udržet a dochází k neustálým „sesuvům“ – je zde suť. Na mírnějších svazích a často pak ve spodnější části svahu se naproti tomu půda spíše hromadí a více zarůstá vegetací, která přispívá k jejímu zpevnění. Toto prolínání se děje zejména na svahu Vysokého vrchu odvráceném od Berounky, kde mírnější sklon umožňuje vznik takovéto krajinné mozaiky. Naproti tomu na svazích přiléhajících k Berounce a v údolí Úpořského potoka převažují spíše skály a skalky, které prudce spadají k řece. Na ně navazují mělké půdy a suché trávníky, po jejichž okrajích je možné pozorovat také výskyt druhů hlubších půd.

Současné druhové složení na pleších je výsledkem jak lokálních stanovištních podmínek, tak současné i historické struktury krajiny. Každá z těchto skupin faktorů přispívá k vysvětlení variability jinou měrou, přesto jsou však všechny důležité. Jejich relativní význam diskutuji v následujícím textu. K podobnému výsledku dospěli také Kolb et Diekmann (2004) při studiu druhového složení lesních bylin ve vysoce fragmentované krajině, kteří také sledovali odděleně vliv jednotlivých faktorů pouze na „pravé“ lesní druhy. Nejvíce variability v jejich případě vysvětlily abiotické faktory, následované současnou strukturou krajiny a nejméně důležitá pak byla historická kontinuita lokalit.

Lokální stanovištní podmínky, tedy charakter lokalit, jejich sklon, radiace a geologické poměry, vysvětlily nejvíce variability ve druhovém složení a jsou tedy nejvíce

zodpovědné za rozšíření stepních druhů na Křivoklátsku. To je v souladu také s některými studii provedenými v lesích, které odhalili největší význam půdních vlastností a disturbančního režimu (Kolb et Diekmann 2004) či produktivity stanoviště (Hérault et Honnay 2005) pro druhové složení lesů v porovnání s regionálními faktory. Z bezlesých stanovišť obdobné práce týkající se vlivu jednotlivých faktorů (tedy lokálních i regionálních, současných i historických) na druhové složení chybí. Částečně snad lze srovnávat s prací Adrieans et al. (2006), kteří odhalili významný vliv radiace a sklonu lokalit avšak pouze na druhové bohatství různých skupin druhů polopřirozených trávníků, jež byly vymezeny na základě vlastností druhů reprezentujících schopnost šíření, usazení a přežívání.

Také čistý vliv všech jednotlivých abiotických proměnných (stanovištních podmínek) je větší než vliv jakékoliv jiné proměnné charakterizující jak současnou, tak historickou strukturu krajiny. Zcela nejdůležitější je charakter lokalit vyjádřený jako procentuelní zastoupení skály, mělké půdy, hlubší půdy a suti na dané lokalitě. To vypovídá o tom, jak moc heterogenní je každá jednotlivá lokalita a které druhy by se tak na ní mohly vyskytovat. Na skály a skalky, jakožto stanoviště značně extrémní, se váží druhy dobře přizpůsobené na velké oslunění, druhy xerofytní, indikující živinami chudé půdy. Z hlediska životní strategie jsou na skalách a skalkách nejvíce zastoupeny stres-tolerantní druhy (S), případně jejich kombinace (C-S, S-R), jimž tato strategie umožňuje přežít i za extrémních stanovištních podmínek. Mezi nejlépe přizpůsobené druhy, které se nejčastěji vyskytují na skalách a skalkách patří *Seseli osseum*, *Potentilla arenaria*, *Sedum reflexum*, *Sedum album*, *Scleranthus perennis*, *Inula conyzae*. Další typy stanovišť mají již méně extrémní podmínky a proto také nevyžadují tak velké přizpůsobení. Na lokality s mělkou půdou či suché trávníky se například průkazně více váží pouze druhy, které mají v krajině (a možná tedy i na konkrétní lokalitě) delší souvislou existenci (např. *Luzula multiflora*, *Phleum phleoides*, *Potentilla tabernaemontani*), což dokládá stálost těchto lokalit a na nich panujících podmínek. Lokality s hlubší půdou pak ve svém druhovém složení odráží nároky těchto rostlin na živiny. Rostou zde nejvíce druhy půd chudých až středně bohatých živinami – *Poa pratensis*, *Geranium columbinum*, *Vicia angustifolia*, *Dactylis glomerata*. O něco větší, ale jiné přizpůsobení musí mít druhy vyskytující se na sutích. Analýza vlastností druhů ukázala, že zde rostoucí rostliny nejsou příliš náročné na světlo, avšak v porovnání s předchozími skupinami druhů vyžadují o něco více vláhy a živin. Nejčastěji zde roste např. *Silene vulgaris*, *Fragaria vesca*, *Myosotis sparsiflora*, *Arabis glabra*. Tyto druhy však musí být přizpůsobeny také na narušování způsobené pohybem substrátu. Takovou vlastnost druhů se mi však v mých datech zachytil

nepodařilo. Částečně, avšak neprůkazně, reagují tyto druhy na narušování stanoviště svojí životní strategií, proto je zde zastoupeno více R-stratégů.

Vazba druhů na další stanovištní podmínky – sklon, radiace a geologie – dosti odráží výše zmíněný charakter lokalit (zastoupení skály, mělké půdy, hlubší půdy a suti). I přesto je však jejich čistý vliv na rozšíření druhů podstatný a průkazný. Na rozdíl od práce Chýlové (2005) je pro druhové složení pleší nejvíce důležitý sklon lokalit a nejméně pak jejich geologické poměry. Sklon pozitivně koreluje se zastoupením skály na lokalitách a díky tomu se na prudkých svazích vyskytují nejčastěji druhy skal a skalek (*Acinos arvensis*, *Festuca pallens*), zatímco mírným svahům dávají přednost druhy suchých trávníků i hlubších půd (*Poa compressa*, *Agrostis capillaris*). Radiace je pak často odrazem velikosti dané lokality, ale také zastoupení skály či mělké půdy. Lokality s větší radiací jsou většinou ty, které existují v krajině po delší dobu a proto se na ně váží druhy s trvalejší vazbou na studované území (*Centaurea stoebe*, *Sanguisorba minor*). Geologické poměry mají relativně malý vliv na druhové složení. To je dané pravděpodobně tím, že lze na studovaných lokalitách vymezit pouze dva typy podloží (andezity a dacity) a navíc mezi oběma kategoriemi není příliš velký rozdíl. Snad jen lokality na andezitech hostí o něco málo na živiny náročnější druhy než dacity. To může být také důvod odlišného výsledku ve srovnání s Chýlovou (2005), která na studovaných lokalitách jednak zaznamenala větší množství různých typů geologického podloží a navíc tyto typy silně korelovaly se sklonem.

Ačkoliv stanovištní podmínky zcela jednoznačně významně přispívají k vysvětlení variability ve druhovém složení, vypovídají spíše o tom, jak vhodné mohou být jednotlivé lokality pro určité druhy a zda se zde mohou tyto druhy udržet a úspěšně přežívat. Avšak o tom, zda se určitý druh bude na lokalitě skutečně vyskytovat, rozhoduje v první řadě jeho schopnost se na lokalitu dostat (Ehrlén et Eriksson 2000, Ozinga et al. 2005). Proto se nyní zaměřím na vliv struktury krajiny – nejprve současné a poté historické, na rozšíření stepních druhů.

Současná struktura krajiny (plocha a izolovanost lokalit) vysvětlila nejmenší díl variability ve druhovém složení a to i v porovnání s vlivem historie (jako celku). Přesto je však současná struktura významná. Tak například můžeme pozorovat poměrně vysoce signifikantní pozitivní vztah mezi podobností druhového složení a vzdáleností lokalit od sebe, z něhož plyne, že čím jsou lokality více vzdálené, tím se více liší ve svém druhovém složení. Tento jev pravděpodobně odráží omezenou schopnost šíření druhů vyskytujících se na pleších, protože kdyby toho nebylo, pak by se na všech lokalitách se stejnými abiotickými

podmínkami vyskytovaly stejné druhy (Ozinga et al. 2005). Podobných výsledků se dobrali Jacquemyn et al. (2001b) při studiu lesních fragmentů, kteří poskytují ještě jedno možné vysvětlení. Čím jsou lokality vzdálenější, tím se také více liší ve stanovištních podmínkách a proto nejen že jsou tyto lokality pro některé druhy příliš vzdálené, ale mohou pro ně být i nevhodné.

Současná izolovanost, respektive konektivita lokalit významněji přispívá k vysvětlení variability ve druhovém složení než jejich plocha. Na izolovaných lokalitách se tak můžeme setkat jednak s druhy, které se dobře šíří a proto nejsou izolovaností příliš ovlivněny (*Convolvulus arvensis*, *Bromus sterilis*, *Barbarea vulgaris*), tak také s druhy, které zde pravděpodobně přetrvávají z minulosti, kdy byly lokality větší a zejména lépe propojené s dalším bezlesím (*Sanguisorba minor*, *Trifolium arvense*). Důsledkem fragmentace krajiny dochází k postupnému zarůstání a eutrofizaci izolovaných lokalit. To ostatně dokládají také Soons et Heil (2002) či Eriksson et al. (2002) při studiu trávníků, kteří zjistili, že právě zvýšená produktivita izolovaných lokalit mění jejich kolonizační kapacitu, ale také snižuje lokálních schopnost přežívání původních druhů v důsledku zarůstání lokalit druhy jinými, například přicházejícími z okolí. V izolovaných lokalitách pleší tak přibývá druhů, které nejsou izolovaností příliš ovlivněny (tj. pravděpodobně se dobře šíří), což jsou zejména druhy ruderalní (dle vymezení pro účely této práce), které se váží na vyšší obsah živin v půdě a navíc nemají na studované území příliš silnou vazbu a objevily se zde teprve nedávno. Adrieans et al. (2006) navíc odhalili větší zastoupení jednoletých druhů na izolovaných lokalitách, které díky svému rychlému obratu a množství semen nejsou izolovaností příliš ovlivněny. Na izolovaných pleších však spíše převažují druhy s C-R strategií, což opět vypovídá o jejich schopnostech přežít na jednom místě a současně mít trochu ruderalní strategii.

Současná plocha lokalit na rozdíl od izolovanosti vysvětluje poměrně málo variability a její čistý vliv na druhové složení byl průkazný pouze tehdy, když nebyl odfiltrován vliv historických faktorů (tj. její relativní význam vůči všem ostatním současným faktorům). Znamená to snad, že druhům (ve smyslu druhového složení) na současné ploše lokalit příliš nezáleží a přežívají na lokalitách bez ohledu na to, jak jsou tyto lokality velké? Pravděpodobně ano. Důvody pro takovou reakci druhů však mohou být různé.

Předpokladem je, že plocha by měla ovlivňovat druhové složení lokalit zejména z hlediska přežívání druhů. To znamená, že čím jsou lokality menší, tím je také větší pravděpodobnost extinkce každé jednotlivé populace druhu. Lokality o různé velikosti by se proto měly také významně lišit ve svém druhovém složení. Ačkoliv v mém případě současná

plocha lokalit příliš neovlivňuje druhové složení, má významný vliv na počet druhů na lokalitách. Asi nejlepším vysvětlením tohoto jevu je, že plocha sice ovlivňuje přežívání populací druhů, ale ovlivňuje všechny druhy stejně. Díky tomu bude na každé lokalitě o podobné velikosti náhodně chybět vždy jiný druh, ale počet druhů na stejně velkých lokalitách bude víceméně stejný. Dalším možným vysvětlením, avšak pravděpodobně jen pro některé druhy je, že vliv současné plochy lokalit je zakryt historickou strukturou krajiny – zejména historickou plochou a kontinuitou jednotlivých lokalit. Jak totiž ukazují mnohé studie (Ehrlén et Eriksson 2000, Graae et Sunde 2000, Dupré et Ehrlén 2002) sledující význam vlastností druhů pro jejich rozšíření v krajině, druhy specializované na lokality se vyznačují dlouhověkostí a zároveň špatnou šířitelností. Proto tyto druhy přetrvávají na lokalitě i za zhoršujících se podmínek – představují tzv. „*remnant*“ (zbytkové) populace (Eriksson 1996). Výskyt takovýchto druhů na lokalitách o různé velikosti bude odrazem minulé spíše než současné struktury krajiny. Pokud by však platilo toto druhé vysvětlení pro všechny druhy, pak by ale ani počet druhů nebyl ovlivněn současnou plochou lokalit.

Vliv historické struktury krajiny na druhové složení je v porovnání se současnou strukturou mnohem větší, avšak ne tolik významný jako vliv stanovištních podmínek. Když se však zaměříme na jednotlivá časová období samostatně, jejich relativní význam je dosti odlišný. Nejvýznamnější je historická struktura krajiny z roku 1938 a také historie poměrně nedávná – rok 2000 (má podobný vliv na druhové složení jako současná struktura krajiny). Oba tyto roky jsou více významné než současnost. Naopak nejméně důležitá období jsou roky 1973 a 1988, kdy se v krajině vyskytovalo mnohem více bezlesí než dnes i než v roce 1938. Podobnou odpověď, avšak jen druhové diverzity na historickou strukturu krajiny, získali také Helm et al. (2006), kteří odhalili významný vliv struktury krajiny z doby před 70 lety. Lindborg et Eriksson (2004) pak zjistili ještě silnější vliv struktury krajiny s časovým odstupem 100 let (avšak částečně významná byla již struktura krajiny před 50 lety).

Nejvýznamnější parametry charakterizující historickou strukturu krajiny jsou kontinuita lokalit z roku 1938 a 2000 (částečně také 1973), jejich historická izolovanost z roku 1938 (částečně i 2000) a plocha bezlesí, která se vyskytovala kolem každé současné lokality v okruhu 30 m v roce 1988 a částečně také v roce 1938. Podíl historické a současné plochy pleší (čistý vliv) nepřispívá významně k vysvětlení další variability ve druhovém složení ani v jednom ze zkoumaných období.

Kontinuita lokalit (tedy, zda jednotlivé lokality existovaly na stejném místě i v minulosti a v případě, že existovaly, tak jak velká část dnešní lokality byla pleší i

v minulosti) je relativně hodně významná pro formování druhového složení pleší a to zejména kontinuita z roku 1938. Existence pleše na stejném místě v roce 2000 a dnes není nikterak překvapující. Nepřetržitě existující pleše již od roku 1938 jsou zejména skály, skalky a suché trávníky, které díky svým stanovištním podmínkám odolávají zarůstání. Přežívají zde tedy druhy, které mají pravděpodobně špatnou schopnost kolonizace a proto ke své existenci vyžadují kontinuitu bezlesí a v lesní krajině by zanikly. Příkladem druhů vázaných na historicky staré pleše jsou *Galium glaucum*, *Cerastium brachypetalum*, *Asplenium trichomanes*, *Melica transsilvanica* či *Arenaria serpyllifolia*.

Další významnou charakteristikou je plocha pleší, které se vyskytovaly kolem každé současné lokality v okruhu 30 m, což vlastně vyjadřuje potenciální množství zdrojů diaspor v okolí a možná také odráží skutečnou plochu jednotlivých lokalit v minulosti (avšak trochu zkresleně, jelikož plocha větších lokalit je omezena pouze na tento okruh). Na pleších, které byly v roce 1938 obklopeny větší plochou bezlesí (nebo které měly větší rozlohu), se dnes vyskytují druhy, které kvetou brzy zjara a jejich životní formou jsou nejvíce hemikryptofyty, terofyty a také fanerofyty (na pleších např. *Cotoneaster integerrimus*). Na druhou stranu však na tyto lokality pronikají také více ruderální druhy. Takováto kombinace vlastností druhů nasvědčuje výraznému uplatnění jarního aspektu (Knížetová 1975). Brzy na jaře se totiž v mezerách mezi zapojenými trsy trav objevuje velké množství jarních terofytů – např. *Myosotis stricta*, *Arabidopsis thaliana*, a také vytrvalých rostlin – např. *Alyssum montanum*, *Arabis glabra*, *Potentilla argentea*. Také na lokality, které byly v roce 1988 obklopeny větší plochou pleší v okruhu 30 m, se váží hemikryptofyty, chamaefyty a fanerofyty, což vypovídá o dlouhověkosti a tak přeživacích schopnostech těchto rostlin – např. *Luzula multiflora*, *Genista tinctoria* či *Genista germanica*. Oproti roku 1938 však lokality obklopené větší plochou pleší v roce 1988 nevykazují známky zarůstání ruderálními druhy.

Poměrně velké množství variability ve druhovém složení lze vysvětlit také historickou izolovaností lokalit. Zde se vymezily dvě skupiny druhů. Jedny reagují na velice nedávnou historii (rok 2000) a lze je tedy ztotožnit s druhy reagujícími na současnou izolovanost lokalit, jelikož změny ve struktuře krajiny za takto krátkou dobu jsou velice malé. Mnohem zajímavější informaci nám však mohou poskytnout druhy, které se významně váží na lokality, které byly již v roce 1938 izolované (vysvětlí téměř nejvíce variability ze všech historických faktorů). Podobně jako v případě současné izolovanosti zde můžeme nalézt druhy jen málo ovlivněné strukturou krajiny a charakterizující postupné zarůstání těchto lokalit, tedy druhy vázané na vyšší obsah živin v půdě – *Convolvulus arvensis*, *Carduus nutans*, *Cynoglossum officinale*. Vazba ruderálních druhů na historicky izolované lokality

však průkazná není. Dále se zde však setkáváme také s druhy, které mohou přetrvávat na izolovaných lokalitách i více než 70 let a odrážet tak propojenost lokalit v minulosti. Mezi nejvýznamnější druhy patří *Cotoneaster integerrimus*, *Galium pumilum*, *Galium glaucum*, *Veronica prostata*, *Seseli osseum*, *Potentilla arenaria*. Jsou to tedy především druhy dlouhověké, schopné přežívat dlouhou dobu ve vysoce fragmentované krajině. To souvisí také s převažující životní strategií – významné jsou zde C-R druhy.

Z výše uvedeného textu je patrné, že druhové složení pleší je dané všemi skupinami zkoumaných faktorů, jejich relativní význam je však různý. Navíc je zcela zřejmé, že význam všech těchto faktorů je také odlišný pro jednotlivé druhy a to zejména v závislosti na jejich vlastnostech charakterizujících schopnost šíření, usazení a přežívání druhů (Graae et Sunde 2000, Dupré et Ehrlén 2002). To se pak zpětně odráží ve výskytu těchto druhů na jednotlivých lokalitách. Skutečnost, že některé druhy jsou ovlivněny pouze současnými faktory, respektive historií velice nedávnou, by mohla indikovat lepší šířitelnost, zatímco význam pouze vzdálenější historie by mohl indikovat menší schopnost kolonizace nových lokalit a tendenci k přežívání na místě. Druhy, které jsou významně ovlivněny jak současnou, tak historickou strukturou, by pak mohly mít podobnou tendenci k přežívání na místě, ale navíc ještě větší citlivost ke zhoršování podmínek (Chýlová 2005). K rozumné interpretaci získaných výsledků by proto bylo potřeba mnohem více informací. Kromě znalosti prostorového uspořádání lokalit jak v současnosti, tak i v minulosti, by bylo vhodné zahrnout do analýz několikrát zmiňovanou znalost parametrů šíření pro všechny druhy a jejich lokální populační dynamiku. Teprve kombinace všech těchto parametrů poskytne přesnější představu o tom, jak jednotlivé druhy reagují na určité konkrétní podmínky a jejich změny (Kolb et Diekmann 2005).

5. 2. 3. Počet druhů a parametry prostředí

Také diverzita druhů (počet druhů) na lokalitách je dána všemi třemi studovanými skupinami faktorů, přičemž relativně nejvíce variability vysvětlí stanovištní podmínky, vliv současné a historické struktury krajiny je téměř shodný. Když se však zaměříme na každý jednotlivý faktor samostatně, pak teprve vynikne jejich skutečný význam.

Zcela nejdůležitějším faktorem určujícím počet druhů na lokalitách je velikost dané pleše. Zde tedy platí, že s rostoucí plochou (log plocha) roste i počet druhů, což je v souladu s mnohonásobně ověřeným pozitivním vztahem „*species-area relationship*“, a to jak na skutečných ostrovech (Kohn et Walsh 1994, Ricklefs et Lovette 1999, McMaster 2005), tak

na pevnině (Pyšek et al. 2002a, Peintinger et al. 2003, Adrieans et al. 2006, Cousins et al. 2007). Na velkou plochu se zkrátka vejde víc jedinců a tak i druhů.

Velikost lokality ovlivňuje druhové bohatství také nepřímo a to prostřednictvím zvýšení heterogenity stanovišť. V souladu např. s Ricklefs et Lovette (1999) na studovaných lokalitách sice platí, že čím jsou tyto lokality větší a tím i pestřejší, mohou umožnit přežití více druhů. Na druhou stranu se však podařilo prokázat, že i v rámci určité stejné velikosti lokalit se může na lokalitách jednoho typu vyskytovat více druhů než na lokalitách jiného typu a také že lokality tvořené více typy prostředí (na základě procentuelního zastoupení skály, mělké půdy, hlubší půdy a suti) hostí více druhů. Přítomnost skály nebo mělké půdy na studovaných lokalitách zvyšuje druhové bohatství pravděpodobně díky tomu, že i na relativně „malé ploše“ se vyskytují velice různé podmínky – v některé části lokality vystupuje třeba skalka, jinde je suchý trávník a v okrajových partiích bývá zastoupena i hlubší půda. Díky této velké lokální rozmanitosti uvnitř lokalit s mělkou půdou či skalkou je umožněna koexistence velkého počtu různých druhů, což přispívá k jejich poměrně větší druhové bohatosti v rámci určité velikosti lokality v porovnání s lokalitami, na nichž je hlubší půda nebo suť. Na takovýchto lokalitách (s hlubší půdou nebo suti) je naopak jen velmi malá heterogenita prostředí a díky tomu zde žijí jen určité typy druhů, které ke svému životu vyžadují více živin nebo naopak jsou přizpůsobeny na pohyblivý substrát, což také často limituje počet druhů.

S heterogenitou lokalit souvisí také další stanovištní podmínky – sklon, radiace a geologie. Jejich čistý vliv je však poměrně malý. K vysvětlení variability v počtu druhů tak významnou měrou přispívá jen radiace na lokalitách. Čím je hodnota radiace (prosincové i červenové) větší, tím je počet druhů na lokalitách také větší. Tuto pozitivní závislost počtu druhů na radiaci lze vysvětlit tím, že byla provedena analýza pouze na souboru nelesních druhů, tedy těch druhů, kterým větší radiace nevádí nebo ji dokonce vyhledávají. Vliv sklonu lokalit pravděpodobně příliš koreluje s charakterem lokalit (zastoupením skály, mělké půdy, hlubší půdy a suti) a proto je jeho čistý vliv neprůkazný. Také vliv geologického podloží byl neprůkazný. Počet druhů na lokalitách s andezity i dacity je totiž přibližně stejný.

Dalším důležitým faktorem řídícím dynamiku druhů ve fragmentované krajině je izolovanost jednotlivých lokalit, respektive jejich konektivita. Ta však ve studovaném území významně neovlivňuje diverzitu druhů na lokalitách. To může být dané jednak tím, že vzdálenost mezi jednotlivými ostrůvky bezlesí (pevninskými ostrovy) je mnohem menší než vzdálenost mezi skutečnými ostrovy v moři (Brose 2001). Další možné vysvětlení je, že fragmentace krajiny a s tím spojená izolovanost lokalit trvá příliš krátkou dobu v porovnání s dobou izolace skutečných ostrovů, a proto se ještě nestihla ustanovit rovnováha mezi

strukturou krajiny v současnosti (zejména ve smyslu izolovanosti) a počtem druhů na jednotlivých lokalitách, což by odpovídalo také předpokladu dlouhověkosti specializovaných druhů (Krauss et al. 2004). Toto druhé vysvětlení asi lépe postihuje situaci ve studovaném území, jelikož počet druhů na lokalitách alespoň částečně odpovídá historické izolovanosti lokalit a to z roku 1938 (vliv této proměnné koreluje ještě s dalšími historickými faktory). Je tedy možné, že kdybychom šli ještě hlouběji do historie, efekt izolovanosti by byl o to silnější. To je také v souladu s Lindborg et Eriksson (2004), kteří sice nenašli žádný vliv současné struktury krajiny na druhové bohatství polopřirozených trávníků, ale velice významný vliv historie, a to tím silnější, čím hlouběji jdeme do minulosti (zkoumali strukturu krajiny před 50 lety a před 100 lety).

Ještě více důležité pro vysvětlení variability v počtu druhů na pleších jsou, v porovnání s historickou izolovaností, další parametry charakterizující historickou strukturu krajiny – plocha pleší, které se vyskytovaly v okolí studovaných lokalit v okruhu 30 m v roce 1938 a částečně v roce 1973, a také kontinuita lokalit z obou těchto období (avšak opět jen částečně v důsledku korelace s dalšími historickými proměnnými). Větší historická plocha a dlouhý nepřerušovaný vývoj některých lokalit tak umožnily rozvoj druhově bohatých společenstev, na nichž mohou přežívat i druhy poměrně vzácné a dobře přizpůsobené na život ve specifických biotopech jako jsou zejména skály, skalky a suché trávníky. Naopak na lokalitách, které zde v minulosti nebyly nebo nepřetrvaly na stejném místě až dodnes se vyskytuje druhů nejméně.

Současný počet stepních druhů na lokalitách je tedy nejvíce závislý na velikosti pleší a to jak v současnosti, tak také v poměrně vzdálené minulosti – v roce 1938. Takovýto výsledek je částečně v souladu s obdobnými studii provedenými v polopřirozených trávnících (Lindborg et Eriksson 2004, Helm et al. 2006), které dokládají zpožděnou reakci v odpovědi druhového bohatství na fragmentaci a změny ve struktuře krajiny. Zajímavé však je, že počet druhů významně reaguje také na současnou plochu lokalit (čistý vliv). To by totiž spíše indikovalo, že studovaný systém je poměrně blízko rovnováhy co se týče počtu druhů a že tedy k následnému poklesu druhového bohatství v důsledku změn ve struktuře krajiny v minulosti dojít nemusí (Öster et al. 2007).

5. 2. 4. Změna druhového složení v nedávné minulosti

Důsledek fragmentace krajiny je, kromě výše zmíněných procesů, také postupné zarůstání a eutrofizace lokalit (Soons et Heil 2002, Eriksson et al. 2002). Na pleše tak díky

tomu postupně pronikají ruderalní druhy (dle vymezení pro účely této práce), jejichž současné rozšíření pravděpodobně hodně souvisí také s pohybem zvěře, zejména muflonů v krajině. Tyto druhy se přednostně váží na větší a izolované lokality, ale také na lokality historicky staré – rok 1938 a 1973, zatímco mladší lokality nejsou prozatím ruderalními druhy výrazně ovlivněny. Ačkoliv ruderalní druhy v současné době tvoří téměř 23% celkového druhového složení pleší, je nutné podotknout, že řada těchto druhů má v území (na pleších) svůj přirozený biotop a proto se zde nechovají jako apofyty (Kučera et Mannová 1994). Většina z nich se tedy vyskytuje spíše na malém počtu lokalit nebo srovnatelně často jako ostatní druhy.

Ruderalní druhy jsou slunné, teplomilné, suboceanické až subkontinentální druhy, které jsou vázány na vyšší obsah živin v půdě (v porovnání se všemi ostatními druhy). Převažující životní formou jsou terofyty a hemikryptofyty, z životních strategií jsou nejvíce zastoupeny C-R, R, C-S-R druhy. Zajímavé je také to, že výška ruderalních druhů souvisí s tím, na kterém typu lokalit se daný druh vyskytuje. Lokality s převažující mělkou půdou zarůstají vyššími druhy, zatímco sutě ale i staré lokality zarůstají druhy menších rozměrů, což pravděpodobně odpovídá konkrétním podmínkám na jednotlivých lokalitách a na sutích pak ještě nutnosti obstát neustálému narušování v důsledku pohybu substrátu. Také doba a délka jejich kvetení souvisí s historickou plochou (rok 1988) či hloubkou půdy. Druhy větších otevřených ploch vykvétají časně zjara, což by mohlo souviset s jejich krátkověkostí a rychlým obratem, zatímco pro druhy hlubších půd je důležité spíše kvést delší dobu a zajistit tak úspěšné opylení i na lokalitách, které postupně zarůstají a mohou tak být pro opylovače méně atraktivní (Groom 2001). Kombinace takovýchto vlastností umožňuje ruderalním druhům se vyskytovat i na extrémních stanovištích pleší.

Je tedy zřejmé, že druhové složení pleší se v posledních několika desetiletích změnilo, některé druhy z území vymizely a jiné se nově objevily, přesto však společenstva pleší hostí stále řadu vzácných a ohrožených druhů, které by mohly být ruderalizací pleší nepříznivě ovlivněny.

6. Závěr

V průběhu minulého století a na počátku století současného došlo k významným změnám ve struktuře studované krajiny, které mohly ovlivnit podmínky pro přežívání stepních druhů. Současné druhové složení i diverzita druhů na pleších je pak výsledkem jak lokálních stanovištních podmínek, tak současné i historické struktury krajiny. Každá z těchto skupin faktorů přispívá k vysvětlení variability jinou měrou, přesto jsou však všechny důležité:

- Lokální stanovištní podmínky vysvětlily nejvíce variability jak ve druhovém složení, tak v počtu druhů na lokalitách. Zcela nejdůležitějším faktorem je charakter lokalit ve smyslu procentuelního zastoupení skály, mělké půdy, hlubší půdy a suti. Přítomnost skály/skalky či suchého trávníku na dané lokalitě zvyšuje druhové bohatství, jelikož poskytuje zcela specifické podmínky pro výskyt řady stepních druhů.
- Současná struktura krajiny je relativně málo důležitá pro druhové složení, ale pro počet druhů má téměř shodný význam jako struktura historická. Druhové složení je významněji ovlivněno současnou izolovaností, respektive spojitostí lokalit, zatímco počet druhů reaguje pouze na současnou plochu.
- Z historických faktorů je zcela nejdůležitější struktura krajiny z roku 1938 a pro druhové složení také struktura krajiny z roku 2000.
- Z hlediska jednotlivých historických faktorů je druhové složení nejvíce ovlivněno kontinuitou pleší od roku 1938 a 2000, izolovaností z roku 1938 a plochou pleší v okruhu 30 m kolem každé současné lokality z roku 1988. Pro počet druhů má jednoznačně největší relativní význam plocha pleší v okruhu 30 m z roku 1938.
- Historickou strukturou krajiny jsou nejvíce ovlivněny druhy skalek a suchých trávníků, které jsou schopny dlouhodobě přežít na místě – např. *Galium glaucum*, *Veronica prostata*, *Potentilla arenaria*.
- Druhy, kterým na historii příliš nezáleží, se pravděpodobně vyznačují dobrou šířitelností a rychlým obratem – např. *Bromus sterilis*, *Barbarea vulgaris*, *Trifolium campestre*.
- Důsledkem fragmentace krajiny dochází k postupnému zarůstání a eutrofizaci lokalit. Na pleše tak postupně pronikají ruderalní druhy, některé z nich však mají v území (na pleších) svůj přirozený biotop.

Seznam literatury

- Adrieans D., Honnay O., Hermy M. (2006): No evidence of plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological conservation* 133: 212–224.
- Bednařík T., Vinklát P. D. (2004): *Album starých pohlednic – Křivoklátsko a Český Kras*. Knihy 555, Liberec.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. (1997): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Blažková D. (1996): Změny vegetace české krajiny v nedávné minulosti. *Muzeum a současnost, Ser. Natur., Roztoky* 10: 51–57.
- Boecklen W. J. (1986): Effect of Habitat Heterogeneity on the Species-Area Relationships of Forest Birds. *Journal of Biogeography* 13: 59–68.
- Brose U. (2001): Relative importance of isolation, area and habitat heterogeneity for vascular plant species richness of temporary wetlands in east-German farmland. *Ecography* 24: 722–730.
- Bruun H. H. (2000): Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape. *Ecography* 23: 641–650.
- Bruun H. H., Fritzboeger B., Rindel P. O., Hansen U. L. (2001): Plant species richness in grasslands: the relative importance of contemporary environment and land-use history since Iron Age. *Ecography* 24: 569–578.
- Cousins S. A. O., Eriksson O. (2001): Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil. *Ecography* 24: 461–469.
- Cousins S. A. O., Eriksson O. (2002): The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecology* 17: 517–529.
- Cousins S. A. O., Ohlson H., Eriksson O. (2007): Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology* 22: 723–730.
- Culek M. (ed.) (1996): *Biogeografické členění České republiky*. Enigma, Praha.
- Český geologický ústav (1997): *Chráněná krajinná oblast a Biosférická rezervace Křivoklátsko: geologická a přírodovědná mapa, 1: 50 000*.
- Definiens AG (2006): *Definiens Professional 5.0.6.1*. München.

- Demek J., Balatka B., Sládek J., Loučková J. (1965): Geomorfologie Českých zemí. Praha.
- Donohue K., Foster D.R., Motzkin G. (2000): Effects of past and the present on species distribution: land-use history and demography of wintergreen. *Journal of Ecology* 88: 303–316.
- Dupré C., Ehrlén J. (2002): Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90: 796–805.
- Durdík T. (2001): Hrad Týřov. Praha.
- Ehrlén J., Eriksson O. (2000): Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667–1674.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- Eriksson O. (1996): Regional dynamics of plants: a review of evidences for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.
- Eriksson O., Cousins S. A. O., Bruun H. H. (2002): Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of Vegetation Science* 13: 743–748.
- ESRI (2004): ArcGIS 9.1. Environmental Systems Research Institute. Redlands.
- ESRI (2006): ArcGIS 9.2. Environmental Systems Research Institute. Redlands.
- Fahrig L. (2003): Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487–515.
- Graae B. J., Sunde P. B. (2000): The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23: 720–731.
- Grime J. P. (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- Groom M. J. (2001): Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation* 100: 55–63.
- Hanski I. (1998): Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.
- Hejný S., Slavík B. (eds.) (1988): *Květena České socialistické republiky 1*. Academia. Praha.
- Hejný S., Slavík B. (eds.) (1990): *Květena České republiky 2*. Academia. Praha.
- Hejný S., Slavík B. (eds.) (1992): *Květena České republiky 3*. Academia. Praha.
- Helm A., Hanski I., Pärtel M. (2006): Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9: 72–77.
- Hérault B., Honnay O. (2005): The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an

- emergent group approach. *Journal of Biogeography* 32: 2069–2081.
- Honnay O., Verheyen K., Bossuyt B., Hermy M. (2004): *Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation*. CABI Publishing. Trowbridge.
- Hood G. M. (2005): *PopTools*, version 2.6.9. Albany.
- Hůla P., Štěpánek P. (1996): *Biosférická rezervace Křivoklátsko*. Empora. Praha.
- Husová M. (1990): *Přírozená vegetace Křivoklátska a faktory určující její rozmístění v krajině*. – In: Rivola M. (ed.) (1990): *Současný stav a cíle botanického výzkumu CHKO Křivoklátsko*: 35–47. Praha.
- Chýlová T. (2005): *Vliv způsobu využití půdy v minulosti na současné rozšíření druhů suchých trávníků*. Diplomová práce. Ms. Depon. in Knih. Kat. Bot. PřF UK. Praha.
- Chytrý M., Kučera T., Kočí M. (eds.) (2001): *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.
- Chytrý M., Tichý L. (2003): *Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision*. *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biologia* 108: 1–231.
- Jacquemyn H., Butaye J., Dumortier M., Hermy M., Lust N. (2001a): *Effects of age and distance on the composition of mixed deciduous forest fragments in an agricultural landscape*. *Journal of Vegetation Science* 12: 635–642.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermy M. (2001b): *Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation*. *Journal of Biogeography* 28: 801–812.
- Jeník J., Ložek V. (1970): *Stepi v Čechách? Vesmír*, Praha 49: 113–119.
- Knížetová L. (1975): *Vegetační poměry státní přírodní rezervace Týřov. Bohemia centralis*, Praha 4:151–162.
- Kohn D. D., Walsh D. M. (1994): *Plant Species Richness: The Effect of Island Size and Habitat Diversity*. *The Journal of Ecology* 82: 367–377.
- Kolb A., Diekmann M. (2004): *Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species*. *Journal of vegetation Science* 15: 199–208.
- Kolb A., Diekmann M. (2005): *Effects of Life-History Traits on Responses of Plant Species to Forest Fragmentation*. *Conservation Biology* 19: 929–938.
- Kolbek J. (1994): *Biomonitoring v lesních společenstvech Křivoklátska*. *Příroda*, Praha 1: 207–219.
- Kolbek J. (1996): *Změny vegetace po 20 letech na některých lokalitách Křivoklátska*. *Příroda*,

Praha 5: 85–102.

- Kolbek J., Blažková D., Břízová E., Ložek V., Rybníčková E., Rybníček K., Rydlo J. (1999b): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Botanický ústav AV ČR. Praha.
- Kolbek J., Blažková D., Husová M., Moravec J., Neuhäuslová Z., Sádlo J. (1997): Potenciální přirozená vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko. Academia. Praha.
- Kolbek J., Kučera T., Neuhäuslová Z., Sádlo J., Petřík P., Pokorný P., Boublík K., Černý T., Jelínek J., Vitek O., Bílek O., Husová M., Moravec J., Brabec J., Vítková M., Härtel H. (2003): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 3. Společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů. Academia. Praha.
- Kolbek J., Mladý F., Brabec E., Hroudová Z., Kučera T., Vítková M. (2001a): Květena Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 2. Rozbor a syntéza. Academia. Praha.
- Kolbek J., Mladý F., Petříček V., Brabec E., Hroudová Z., Vítková M. (1999a): Květena Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 1. Mapa rozšíření cévnatých rostlin. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Botanický ústav AV ČR. Praha.
- Kolbek J., Moravec J. (eds.) (1995): Mapa potenciální přirozené vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko. Botanický ústav AV ČR. Průhonice.
- Kolbek J., Neuhäuslová Z., Sádlo J., Dostálek J., Havlíček P., Husáková J., Kučera T., Kropáč Z., Lecjaksová S. (2001b): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 2. Společenstva skal, strání, sutí primitivních půd, vřesovišť, termofilních lemů a synantropní vegetace. Academia. Praha.
- Krauss J., Klein A. M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. (2004): Effect of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and conservation* 13: 1427–1439.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. eds. (2002): Klíč ke květeně ČR. Academia. Praha.
- Kučera T., Mannová V. (1994): NPR Týřov: Geobotanický inventarizační průzkum. Správa CHKO Křivoklátsko. Zbečno.
- Kučera T., Mannová V. (1998): Srovnávací studie křivoklátských pleší. Sborník Západočeského Muzea. Příroda, Plzeň 97: 1–48.

- Lindborg R., Eriksson O. (2004): Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840–1845.
- Ložek V. (1971): K otázce stepí ve střední Evropě. *Zpr. Čs. Bot. Společ.*, Praha 6: 226–232.
- Ložek V. (1983): Současný stav přírodního prostředí Křivoklátska podle výpovědi malakofauny. *Bohemia centralis*, Praha 12: 91–113.
- Mac-Arthur R. H., Wilson E. O. (1963): An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution* 17: 373–387.
- Mac-Arthur R. H., Wilson E. O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey.
- Mannová V. (1994): Srovnávací studie křivoklátských pleší. Diplomová práce. Ms. Depon in Knih. Kat. Bot. PřF UK Praha.
- MathSoft, Inc. (1999): S-Plus 2000 Professional Release 2. Data Analysis Products Division. MathSoft. Seattle.
- McMaster R. T. (2005): Factors influencing vascular plant diversity on 22 islands off the coast of eastern North America. *Journal of Biogeography* 32: 475–492.
- Mladý F. (1990): Fytogeografický výzkum CHKO Křivoklátsko. – In: Rivola M. (ed.) (1990): *Současný stav a cíle botanického výzkumu CHKO Křivoklátsko*: 30–32. Praha.
- Moravec J., Balátová-Tuláčková E., Blažková D., Hadač E., Hejný S., Husák Š., Jeník J., Kolbek J., Krahulec F., Kropáč Z., Neuhäusel R., Rybníček K., Řehořek V., Vicherek J. (1995): *Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení Severočeskou přírodou*. Litoměřice.
- Moucha P., Černá K., Tučková P., Štěpánek P., Hůla P. (2003): *Plán péče NPR Týřov*. Správa CHKO Křivoklátsko. Zbečno.
- Ney-Nifle M., Mangel M (2000): Habitat Loss and Changes in the Species-Area Relationships. *Conservation Biology* 14: 893–898.
- Økland R. H., Eilertsen O. (1994): Canonical Correspondence Analysis with Variation Partitioning: Some Comments and an Application. *Journal of Vegetation Science* 5: 117–126.
- Öster M., Cousins S. A. O., Eriksson O. (2007): Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 18: 859–868.
- Ozinga W. A., Schaminée J. H. J., Bekker R. M., Bonn S., Poschlod P., Tackenberg O., Bakker J., Groenendaal J. M. (2005): Predictability of plant species composition

from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108: 555–561.

PCI Geomatics Enterprises, Inc. (2006): PCI Geomatics version 10.0. Ontario.

Peintinger M., Bergamini A., Schmid B. (2003): Species-area relationships and nestedness of four taxonomic groups in fragmented wetlands. *Basic Applied Ecology* 4: 385–394.

Petříček., Kolbek J. (1990): Reprezentativní síť chráněných území sociokoregionu Křivoklátská vrchovina. – In: Rivola M. (ed.) (1990): *Současný stav a cíle botanického výzkumu CHKO Křivoklátsko*: 138–159. Praha.

Piessens K., Honnay O., Nackaerts K., Hermy M. (2004): Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence from a rescue effect? *Journal of Biogeography* 31: 1683–1692.

Pyšek P., Kučera T., Jarošík V. (2002a): Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. *Global Ecology and Biogeography* 11: 279–289.

Pyšek P., Sádlo J., Mandák B. (2002b): Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia* 74: 97–186.

Quitt E. (1971): *Klimatické oblasti Československa*. *Studia Geographica* 16. Geografický ústav ČSAV. Brno.

Raunkiaer C. (1934): *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford.

Ricklefs R. E., Lovette I. J. (1999): The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean fauna groups. *Journal of Animal Ecology* 68: 1142–1160.

Saunders D. A., Hobbs R. J., Margules Ch. R. (1991): Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5: 18–32.

Skalický V. (1988): Regionálně fytogeografické členění. – In: Hejný S., Slavík B. (eds.) (1988): *Květena České socialistické republiky* 1: 103–121. Academia. Praha.

Slavík B. (ed.) (1995): *Květena České republiky* 4. Academia. Praha.

Slavík B. (ed.) (1997): *Květena České republiky* 5. Academia. Praha.

Slavík B. (ed.) (2000): *Květena České republiky* 6. Academia. Praha.

Slavík B. (ed.) (2004): *Květena České republiky* 7. Academia. Praha.

Soons M. B. (2003): *Habitat fragmentation and connectivity: Spatial and temporal characteristics of the colonization process in plants*. Disertační práce. Utrecht

University.

- Soons M. B., Heil G. W. (2002): Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs. *Journal of Ecology* 90: 1033–1043.
- Stárková M., Waldhausrová J. (2004): *Geologie chráněných krajinných oblastí České republiky – Křivoklátsko*. Česká geologická služba. Praha.
- StatSoft, Inc. (2004): *STATISTICA – data analysis software system, version 7.0*.
- Svoboda P. (1943): Křivoklátské lesy, dějiny jejich dřevin a porostů. *Studia Bot. Čech., Praha* 6: 1–228.
- Ter Braak C. J. F., Šmilauer P. (2002): *CANOCO Reference Manual and CANODRAW for Windows User's Guide. Software for Canonical Community Ordination, version 4.5*. Microcomputer Power. Ithaca. New York.
- Tremlová-Blažková (2005): Vliv vlastností druhů a prostorové struktury krajiny na současné rozšíření druhů suchých trávníků. Diplomová práce. Ms. Depon. in *Knih. Kat. Bot. PŘF UK*. Praha.
- Turner W. R., Tjorve E. (2005): Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* 28: 721–730.
- Vesecký A. (ed.) (1961): *Podnebí ČSSR. Tabulky*. Praha.
- web 1: <http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp> (25. 4. 2008)
- web 2: http://botany.natur.cuni.cz/zip/pot_rad.zip (10. 3. 2006)
- web 3: <http://www.adsciengineering.com/bpdcalc/> (30. 7. 2008)
- web 4: <http://www.gisat.cz/content/cz/sluzby/zpracovani-dat/ortorektifikace> (4. 8. 2008)

Přílohy

Příloha 1: Seznam „stepních“ druhů zaznamenaných na lokalitách a jejich zkratky

Příloha 2: Seznam „lesních“ druhů vyloučených z analýz

Příloha 3: Hodnoty všech současných proměnných pro jednotlivé studované lokality

Příloha 4: Hodnoty všech historických proměnných pro jednotlivé studované lokality

Příloha 5: Rozmístění studovaných pleší

Příloha 6: Historická struktura krajiny

Příloha 7: Typy lokalit

Příloha 1: Seznam „stepních“ druhů zaznamenaných na lokalitách a jejich zkratky.

| | | | |
|----------|-----------------------------------------|-----------|---------------------------------------|
| Aci arv | <i>Acinos arvensis</i> | Cot int | <i>Cotoneaster integerrimus</i> |
| Agr cap | <i>Agrostis capillaris</i> | Cru lae | <i>Cruciata laevipes</i> |
| Achi mil | <i>Achillea millefolium (s.str.)</i> | Cyn off | <i>Cynoglossum officinale</i> |
| Aju gen | <i>Ajuga genevensis</i> | Cyt nig | <i>Cytisus nigricans</i> |
| Alli ole | <i>Allium oleraceum</i> | Dac glo | <i>Dactylis glomerata</i> |
| Alli mon | <i>Allium senescens subsp. montanum</i> | Dan dec | <i>Danthonia decumbens</i> |
| Aly aly | <i>Alyssum alyssoides</i> | Dia car | <i>Dianthus carthusianorum agg.</i> |
| Aly mon | <i>Alyssum montanum</i> | Dic alb | <i>Dictamnus albus</i> |
| Anch off | <i>Anchusa officinalis</i> | Dig gra | <i>Digitalis grandiflora</i> |
| Ante dio | <i>Antennaria dioica</i> | Echi vul | <i>Echium vulgare</i> |
| Anth arv | <i>Anthemis arvensis</i> | Epi col | <i>Epilobium collinum</i> |
| Anth tin | <i>Anthemis tinctoria</i> | Ero cic | <i>Erodium cicutarium</i> |
| Ant lil | <i>Anthericum liliago</i> | Ero ver | <i>Erophila verna</i> |
| Ant odo | <i>Anthoxanthum odoratum</i> | Eup cyp | <i>Euphorbia cyparissias</i> |
| Ara tha | <i>Arabidopsis thaliana</i> | Eup str | <i>Euphrasia stricta</i> |
| Ara gla | <i>Arabis glabra</i> | Fest ovi | <i>Festuca ovina agg.</i> |
| Ara hir | <i>Arabis hirsuta</i> | Fest pal | <i>Festuca pallens</i> |
| Are ser | <i>Arenaria serpyllifolia agg.</i> | Fest rub | <i>Festuca rubra agg.</i> |
| Art abs | <i>Artemisia absinthium</i> | Fest rup | <i>Festuca rupicola</i> |
| Asp cyn | <i>Asperula cynanchica</i> | Fest val | <i>Festuca valesiaca</i> |
| Asp rumu | <i>Asplenium ruta-muraria</i> | Fil arv | <i>Filago arvensis</i> |
| Asp sep | <i>Asplenium septentrionale</i> | Fra ves | <i>Fragaria vesca</i> |
| Asp tri | <i>Asplenium trichomanes agg.</i> | Fra vir | <i>Fragaria viridis</i> |
| Ast gly | <i>Astragalus glycyphyllos</i> | Fum schl | <i>Fumaria schleicheri</i> |
| Atr bel | <i>Atropa bella-donna</i> | Gag boh | <i>Gagea bohemica</i> |
| Aur sax | <i>Aurinaria saxatilis</i> | Gag vil | <i>Gagea villosa</i> |
| Bar vul | <i>Barbarea vulgaris</i> | Gal ang | <i>Galeopsis angustifolia</i> |
| Bra pin | <i>Brachypodium pinnatum</i> | Ga alb | <i>Galium album agg.</i> |
| Bro ste | <i>Bromus sterilis</i> | Ga glau | <i>Galium glaucum</i> |
| Cal vul | <i>Calluna vulgaris</i> | Ga pum | <i>Galium pumilum</i> |
| Cam rap | <i>Campanula rapunculoides</i> | Ga ver | <i>Galium verum</i> |
| Cam rot | <i>Campanula rotundifolia</i> | Gen ger | <i>Genista germanica</i> |
| Cap bupa | <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Gen tin | <i>Genista tinctoria</i> |
| Car dra | <i>Cardaria draba</i> | Ger col | <i>Geranium columbinum</i> |
| Car aca | <i>Carduus acanthoides</i> | Ger pus | <i>Geranium pusillum</i> |
| Car nut | <i>Carduus nutans</i> | Ger pyr | <i>Geranium pyrenaicum</i> |
| Cx car | <i>Carex caryophyllea</i> | Ger san | <i>Geranium sanguineum</i> |
| Cx mur | <i>Carex muricata agg.</i> | Gna syl | <i>Gnaphalium sylvaticum</i> |
| Cx ova | <i>Carex ovalis</i> | Hel gra | <i>Helianthemum grandiflorum agg.</i> |
| Cx pil | <i>Carex pilulifera</i> | Hier cym | <i>Hieracium cymosum</i> |
| Cx pra | <i>Carex praecox</i> | Hier pil | <i>Hieracium pilosella</i> |
| Cen sca | <i>Centaurea scabiosa</i> | Hier schm | <i>Hieracium schmidtii</i> |
| Cen sto | <i>Centaurea stoebe</i> | Hol umb | <i>Holosteum umbellatum</i> |
| Cer arv | <i>Cerastium arvense</i> | Hyl max | <i>Hylotelephium maximum</i> |
| Cer bra | <i>Cerastium brachypetalum</i> | Hyp per | <i>Hypericum perforatum</i> |
| Cer hol | <i>Cerastium holosteoides</i> | Chen alb | <i>Chenopodium album s.str.</i> |
| Cer min | <i>Cerintho minor</i> | Chen pol | <i>Chenopodium polyspermum</i> |
| Cli vul | <i>Clinopodium vulgare</i> | Inu con | <i>Inula conyzae</i> |
| Con arv | <i>Convolvulus arvensis</i> | Jas mon | <i>Jasione montana</i> |

Příloha 1 – pokračování

| | | | |
|----------|---------------------------------------------|----------|--------------------------------------|
| Jov glo | <i>Jovibarba globifera</i> | Ran bul | <i>Ranunculus bulbosus</i> |
| Juni com | <i>Juniperus communis</i> | Rum ace | <i>Rumex acetosa</i> |
| Koe mac | <i>Koeleria macrantha</i> | Rum acla | <i>Rumex acetosella</i> |
| Lac ser | <i>Lactuca serriola</i> | Sal nem | <i>Salvia nemorosa</i> |
| Lac vim | <i>Lactuca viminea</i> | San min | <i>Sanguisorba minor</i> |
| Lam amp | <i>Lamium amplexicaule</i> | Scl per | <i>Scleranthus perennis</i> |
| Lapu squ | <i>Lappula squarrosa</i> | Sec var | <i>Securigera varia</i> |
| Lat pra | <i>Lathyrus pratensis</i> | Sed acr | <i>Sedum acre</i> |
| Leu vul | <i>Leucanthemum vulgare</i> | Sed alb | <i>Sedum album</i> |
| Lin vul | <i>Linaria vulgaris</i> | Sed ref | <i>Sedum reflexum</i> |
| Lit pur | <i>Lithospermum purpureocaeruleum</i> | Sed sex | <i>Sedum sexangulare</i> |
| Lot cor | <i>Lotus corniculatus</i> | Sen vis | <i>Senecio viscosus</i> |
| Luz cam | <i>Luzula campestris</i> | Ses oss | <i>Seseli osseum</i> |
| Luz mul | <i>Luzula multiflora</i> | Sesl cae | <i>Sesleria caerulea</i> |
| Lych vis | <i>Lychnis viscaria</i> | Set vir | <i>Setaria viridis</i> |
| Mal syl | <i>Malus sylvestris</i> | Sil vul | <i>Silene vulgaris</i> |
| Med fal | <i>Medicago falcata</i> | Sol vir | <i>Solidago virgaurea agg.</i> |
| Med min | <i>Medicago minima</i> | Son arv | <i>Sonchus arvensis</i> |
| Mel tra | <i>Melica transsilvanica</i> | Sor ari | <i>Sorbus aria</i> |
| Mel mel | <i>Melittis melissophyllum</i> | Sti pen | <i>Stipa pennata</i> |
| Mic min | <i>Microrrhinum minus</i> | Tar ery | <i>Taraxacum sect. Erythrosperma</i> |
| Myo arv | <i>Myosotis arvensis</i> | Teu bot | <i>Teucrium botrys</i> |
| Myo rha | <i>Myosotis ramosissima</i> | Teu cham | <i>Teucrium chamaedrys</i> |
| Myo spa | <i>Myosotis sparsiflora</i> | Thl per | <i>Thlaspi perfoliatum</i> |
| Myo str | <i>Myosotis stricta</i> | Thy pul | <i>Thymus pulegioides agg.</i> |
| Ono aca | <i>Onopordum acanthium</i> | Tri alp | <i>Trifolium alpestre</i> |
| Ori vul | <i>Origanum vulgare</i> | Tri arv | <i>Trifolium arvense</i> |
| Oro alb | <i>Orobanche alba agg.</i> | Tri aur | <i>Trifolium aureum</i> |
| Pap dub | <i>Papaver dubium agg.</i> | Tri cam | <i>Trifolium campestre</i> |
| Pet pro | <i>Petrorhagia prolifera</i> | Tri dub | <i>Trifolium dubium</i> |
| Phl phl | <i>Phleum phleoides</i> | Tri med | <i>Trifolium medium</i> |
| Pim sax | <i>Pimpinella saxifraga</i> | Trit est | <i>Triticum aestivum</i> |
| Pla lan | <i>Plantago lanceolata</i> | Val loc | <i>Valerianella locusta</i> |
| Pla med | <i>Plantago media</i> | Ver den | <i>Verbascum densiflorum</i> |
| Poa ang | <i>Poa angustifolia</i> | Ver lych | <i>Verbascum lychnitis</i> |
| Poa com | <i>Poa compressa</i> | Vero arv | <i>Veronica arvensis</i> |
| Poa pra | <i>Poa pratensis</i> | Vero dil | <i>Veronica dillenii</i> |
| Pol vul | <i>Polygala vulgaris</i> | Vero pro | <i>Veronica prostrata</i> |
| Pot are | <i>Potentilla arenaria</i> | Vero ver | <i>Veronica verna</i> |
| Pot arg | <i>Potentilla argentea</i> | Vic ang | <i>Vicia angustifolia</i> |
| Pot inc | <i>Potentilla inclinata</i> | Vic hir | <i>Vicia hirsuta</i> |
| Pot rec | <i>Potentilla recta</i> | Vic ten | <i>Vicia tenuifolia</i> |
| Pot tab | <i>Potentilla tabernaemontani</i> | Vic tet | <i>Vicia tetrasperma</i> |
| Pri ver | <i>Primula veris</i> | Vio arv | <i>Viola arvensis</i> |
| Pru spi | <i>Prunus spinosa</i> | Vio col | <i>Viola collina</i> |
| Pse spi | <i>Pseudolysimachion spicatum</i> | Vio hir | <i>Viola hirta</i> |
| Pul pra | <i>Pulsatilla pratensis subsp. bohémica</i> | Vio odo | <i>Viola odorata</i> |
| Pyr pyr | <i>Pyrus pyraster</i> | Vio riv | <i>Viola riviniana</i> |

Příloha 2: Seznam „lesních“ druhů (tzn. druhů, které se vyskytovaly na studovaných lokalitách i v okolních lesích), které byly ze zde prezentovaných analýz vyloučeny.

| | |
|----------------------------------|----------------------------------|
| <i>Acer campestre</i> | <i>Lamium album</i> |
| <i>Alliaria petiolata</i> | <i>Lamium purpureum</i> |
| <i>Anemone ranunculoides</i> | <i>Lapsana communis</i> |
| <i>Anthriscum ramosum</i> | <i>Lathyrus niger</i> |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> | <i>Lathyrus vernus</i> |
| <i>Asarum europaeum</i> | <i>Lilium martagon</i> |
| <i>Athyrium filix-femina</i> | <i>Luzula luzuloides</i> |
| <i>Avenella flexuosa</i> | <i>Lysimachia nummularia</i> |
| <i>Ballota nigra</i> | <i>Matricaria discoidea</i> |
| <i>Betonica officinalis</i> | <i>Melica nutans</i> |
| <i>Brachypodium sylvaticum</i> | <i>Melica picta</i> |
| <i>Bupleurum falcatum</i> | <i>Melilotus officinalis</i> |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | <i>Moehringia trinervia</i> |
| <i>Calamagrostis epigejos</i> | <i>Mycelis muralis</i> |
| <i>Campanula persicifolia</i> | <i>Myosotis sylvatica</i> |
| <i>Campanula trachelium</i> | <i>Omphalodes scorpioides</i> |
| <i>Cardamine impatiens</i> | <i>Oxalis fontana</i> |
| <i>Cardaminopsis arenosa</i> | <i>Persicaria hydropiper</i> |
| <i>Carex digitata</i> | <i>Persicaria lapathifolia</i> |
| <i>Circaea lutetiana</i> | <i>Phyteuma spicatum</i> |
| <i>Corydalis cava</i> | <i>Poa annua</i> |
| <i>Crateagus sp.</i> | <i>Poa nemoralis</i> |
| <i>Cuscuta europaea</i> | <i>Polygonatum odoratum</i> |
| <i>Dactylis polygama</i> | <i>Polygonum aviculare</i> |
| <i>Dryopteris dilatata</i> | <i>Polypodium vulgare</i> |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> | <i>Pyrethrum corymbosum</i> |
| <i>Elymus caninus</i> | <i>Ranunculus auricomus agg.</i> |
| <i>Epilobium montanum</i> | <i>Ribes alpinum</i> |
| <i>Fallopia convolvulus</i> | <i>Rosa sp.</i> |
| <i>Festuca heterophylla</i> | <i>Rubus sp.</i> |
| <i>Ficaria verna</i> | <i>Sambucus nigra</i> |
| <i>Fragaria moschata</i> | <i>Silene nutans</i> |
| <i>Galeobdolon luteum</i> | <i>Sorbus aucuparia</i> |
| <i>Galeopsis ladanum</i> | <i>Stellaria holostea</i> |
| <i>Galium aparine</i> | <i>Stellaria media</i> |
| <i>Galium odoratum</i> | <i>Symphytum officinale</i> |
| <i>Geranium robertianum</i> | <i>Taraxacum sect. Ruderalia</i> |
| <i>Geum urbanum</i> | <i>Thlaspi arvense</i> |
| <i>Glechoma hederacea</i> | <i>Torilis japonica</i> |
| <i>Hedera helix</i> | <i>Trifolium repens</i> |
| <i>Hepatica nobilis</i> | <i>Urtica dioica</i> |
| <i>Hieracium laevigatum</i> | <i>Vaccinium myrtillus</i> |
| <i>Hieracium lachenalii</i> | <i>Veronica hederifolia</i> |
| <i>Hieracium murorum</i> | <i>Veronica chamaedrys</i> |
| <i>Hieracium sabaudum</i> | <i>Veronica officinalis</i> |
| <i>Hypericum montanum</i> | <i>Veronica sublobata</i> |
| <i>Chaerophyllum temulum</i> | <i>Vicia pisiformis</i> |
| <i>Chelidonium majus</i> | <i>Vicia sepium</i> |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> | <i>Vincetoxicum hirundinaria</i> |
| <i>Impatiens parviflora</i> | <i>Viola reichenbachiana</i> |
| <i>Juncus conglomeratus</i> | <i>Viola tricolor</i> |

Příloha 3: Hodnoty všech současných proměnných prostředí pro jednotlivé studované lokality, které byly použity do příslušných analýz. Typ: 1 – skála, 2 – mělká půda, 3 – suť, 4 – hlubší půda; % zastoupení těchto typů; potenciální přímá radiace – prosinec, červen, geologie: 1 – andezity, 2 – dacity, plocha pleší (m²).

| číslo | typ | skála | mělká p | suť | hlubší p | sklon | | radiace | | geologie | plocha | izolovanost |
|-------|-----|-------|---------|------|----------|--------|---------|---------|------|----------|---------|-------------|
| | | | | | | median | maximum | pros | cer | | | |
| 1 | 1 | 0,40 | 0,60 | 0,00 | 0,00 | 41,00 | 42,00 | 4,78 | 7,73 | 1 | 705,24 | 0,18 |
| 2 | 2 | 0,35 | 0,65 | 0,00 | 0,00 | 25,00 | 28,00 | 1,55 | 8,48 | 1 | 56,33 | 0,45 |
| 3 | 1 | 0,65 | 0,35 | 0,00 | 0,00 | 27,00 | 27,00 | 2,17 | 8,37 | 1 | 148,10 | 0,57 |
| 4 | 1 | 0,55 | 0,45 | 0,00 | 0,00 | 28,00 | 30,00 | 0,21 | 7,61 | 1 | 249,69 | 0,57 |
| 5 | 2 | 0,15 | 0,85 | 0,00 | 0,00 | 36,00 | 38,00 | 3,67 | 7,47 | 1 | 579,73 | 0,38 |
| 6 | 1 | 0,90 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 35,00 | 36,00 | 1,20 | 6,63 | 1 | 796,03 | 0,33 |
| 7 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 14,00 | 14,00 | 0,00 | 0,00 | 1 | 20,37 | 1,44 |
| 8 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 16,00 | 20,00 | 0,00 | 2,86 | 1 | 114,97 | 0,58 |
| 9 | 1 | 0,65 | 0,35 | 0,00 | 0,00 | 8,00 | 27,00 | 0,00 | 5,98 | 1 | 493,45 | 0,28 |
| 10 | 1 | 0,40 | 0,10 | 0,15 | 0,35 | 25,00 | 32,00 | 1,72 | 6,33 | 1 | 2653,37 | 0,22 |
| 11 | 4 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,90 | 13,00 | 26,00 | 0,00 | 2,47 | 1 | 305,85 | 0,77 |
| 12 | 2 | 0,30 | 0,70 | 0,00 | 0,00 | 19,00 | 27,00 | 0,00 | 5,82 | 1 | 81,67 | 0,56 |
| 13 | 2 | 0,15 | 0,85 | 0,00 | 0,00 | 24,00 | 27,00 | 0,00 | 6,34 | 1 | 65,55 | 0,74 |
| 14 | 2 | 0,35 | 0,55 | 0,10 | 0,00 | 22,00 | 27,00 | 0,74 | 7,78 | 1 | 1059,54 | 0,33 |
| 15 | 1 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 28,00 | 31,00 | 1,73 | 8,16 | 1 | 159,52 | 0,45 |
| 16 | 4 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,90 | 20,00 | 21,00 | 0,00 | 4,52 | 1 | 48,14 | 0,45 |
| 17 | 2 | 0,05 | 0,95 | 0,00 | 0,00 | 31,00 | 31,00 | 0,00 | 0,77 | 1 | 24,64 | 0,39 |
| 18 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 9,00 | 13,00 | 0,00 | 2,81 | 1 | 87,55 | 0,35 |
| 19 | 1 | 0,65 | 0,35 | 0,00 | 0,00 | 24,00 | 30,00 | 0,00 | 2,14 | 1 | 162,35 | 0,25 |
| 20 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 29,00 | 31,00 | 0,00 | 2,93 | 1 | 208,16 | 0,50 |
| 21 | 3 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 29,00 | 31,00 | 0,00 | 4,04 | 1 | 78,00 | 0,55 |
| 22 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 35,00 | 35,00 | 0,78 | 5,31 | 1 | 83,60 | 0,78 |
| 23 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 33,00 | 33,00 | 0,00 | 5,46 | 1 | 57,09 | 0,49 |
| 24 | 3 | 0,10 | 0,00 | 0,90 | 0,00 | 28,00 | 28,00 | 0,00 | 4,69 | 1 | 64,23 | 0,62 |
| 25 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 32,00 | 34,00 | 0,00 | 2,81 | 1 | 108,75 | 0,62 |
| 26 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 35,00 | 37,00 | 0,00 | 2,83 | 1 | 197,45 | 0,50 |
| 27 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 29,00 | 30,00 | 0,00 | 4,71 | 1 | 51,69 | 0,75 |
| 28 | 3 | 0,05 | 0,00 | 0,95 | 0,00 | 24,00 | 27,00 | 0,00 | 4,71 | 1 | 244,55 | 0,82 |
| 29 | 3 | 0,10 | 0,20 | 0,70 | 0,00 | 24,00 | 26,00 | 0,00 | 6,82 | 1 | 548,66 | 0,56 |
| 30 | 3 | 0,02 | 0,00 | 0,98 | 0,00 | 23,00 | 24,00 | 0,00 | 4,71 | 1 | 120,99 | 0,52 |

Příloha 3 – pokračování

| | | | | | | | | | | | | |
|----|---|------|------|------|------|-------|-------|------|------|---|----------|------|
| 31 | 2 | 0,03 | 0,82 | 0,15 | 0,00 | 24,00 | 26,00 | 0,65 | 6,23 | 1 | 180,12 | 0,44 |
| 32 | 2 | 0,25 | 0,75 | 0,00 | 0,00 | 29,00 | 30,00 | 0,00 | 3,85 | 1 | 57,43 | 0,56 |
| 33 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 25,00 | 25,00 | 0,00 | 4,71 | 1 | 103,99 | 1,19 |
| 34 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 30,00 | 31,00 | 0,00 | 4,69 | 1 | 116,57 | 0,91 |
| 35 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 25,00 | 29,00 | 1,90 | 6,71 | 1 | 979,76 | 0,92 |
| 36 | 4 | 0,25 | 0,00 | 0,35 | 0,40 | 26,00 | 27,00 | 1,97 | 6,81 | 1 | 1445,71 | 0,73 |
| 37 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 27,00 | 27,00 | 0,00 | 2,86 | 1 | 182,33 | 0,80 |
| 38 | 4 | 0,00 | 0,25 | 0,30 | 0,45 | 22,00 | 25,00 | 0,00 | 6,21 | 1 | 655,39 | 0,54 |
| 39 | 2 | 0,20 | 0,40 | 0,05 | 0,35 | 25,00 | 27,00 | 0,56 | 7,22 | 1 | 519,80 | 0,28 |
| 40 | 2 | 0,25 | 0,75 | 0,00 | 0,00 | 18,00 | 21,00 | 0,56 | 4,67 | 1 | 274,54 | 0,48 |
| 41 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 23,00 | 23,00 | 0,00 | 4,71 | 1 | 112,00 | 0,70 |
| 42 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 19,00 | 21,00 | 0,58 | 6,75 | 1 | 78,67 | 0,90 |
| 43 | 2 | 0,05 | 0,80 | 0,00 | 0,15 | 23,00 | 24,00 | 0,00 | 4,71 | 1 | 391,84 | 0,68 |
| 44 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 17,00 | 18,00 | 0,00 | 2,87 | 1 | 39,25 | 1,12 |
| 45 | 3 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 26,00 | 26,00 | 0,00 | 1,00 | 1 | 45,88 | 0,60 |
| 46 | 2 | 0,30 | 0,70 | 0,00 | 0,00 | 22,00 | 24,00 | 1,22 | 7,33 | 1 | 588,45 | 0,49 |
| 47 | 2 | 0,50 | 0,50 | 0,00 | 0,00 | 23,00 | 23,00 | 1,81 | 6,16 | 1 | 568,90 | 0,44 |
| 48 | 2 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 23,00 | 24,00 | 1,25 | 5,51 | 1 | 194,73 | 0,87 |
| 49 | 2 | 0,30 | 0,70 | 0,00 | 0,00 | 22,00 | 23,00 | 0,00 | 6,86 | 1 | 449,96 | 0,62 |
| 50 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 22,00 | 22,00 | 0,00 | 6,60 | 1 | 210,03 | 0,93 |
| 51 | 1 | 0,80 | 0,20 | 0,00 | 0,00 | 35,00 | 35,00 | 0,00 | 7,35 | 1 | 74,06 | 0,27 |
| 52 | 2 | 0,20 | 0,50 | 0,25 | 0,05 | 23,00 | 39,00 | 1,68 | 8,08 | 1 | 11123,13 | 0,34 |
| 53 | 1 | 0,50 | 0,00 | 0,50 | 0,00 | 35,00 | 36,00 | 2,69 | 8,30 | 1 | 1209,89 | 1,84 |
| 54 | 1 | 0,80 | 0,00 | 0,20 | 0,00 | 40,00 | 44,00 | 2,04 | 7,51 | 1 | 2137,84 | 1,34 |
| 55 | 2 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 14,00 | 19,00 | 0,00 | 5,81 | 2 | 826,69 | 0,07 |
| 56 | 4 | 0,10 | 0,10 | 0,30 | 0,50 | 20,00 | 21,00 | 0,00 | 5,47 | 2 | 654,44 | 0,08 |
| 57 | 1 | 0,50 | 0,30 | 0,20 | 0,00 | 31,00 | 36,00 | 0,62 | 8,43 | 1 | 3196,18 | 1,08 |
| 58 | 3 | 0,35 | 0,00 | 0,65 | 0,00 | 31,00 | 35,00 | 1,72 | 7,19 | 1 | 2091,03 | 1,15 |
| 59 | 3 | 0,05 | 0,00 | 0,95 | 0,00 | 33,00 | 36,00 | 0,50 | 6,79 | 1 | 141,43 | 2,04 |
| 60 | 2 | 0,30 | 0,65 | 0,00 | 0,05 | 31,00 | 31,00 | 0,00 | 4,66 | 1 | 339,21 | 1,26 |
| 61 | 4 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,90 | 19,00 | 26,00 | 0,58 | 6,83 | 1 | 113,45 | 0,63 |
| 62 | 4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 19,00 | 21,00 | 1,69 | 5,99 | 1 | 203,40 | 0,79 |
| 63 | 2 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 29,00 | 30,00 | 0,00 | 4,92 | 1 | 85,51 | 0,93 |

Příloha 3 – pokračování

| | | | | | | | | | | | | | |
|----|---|------|------|------|------|------|-------|-------|------|------|---|---------|------|
| 64 | 2 | 0,15 | 0,85 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 28,00 | 29,00 | 1,05 | 6,83 | 1 | 351,40 | 0,94 |
| 65 | 4 | 0,15 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,85 | 25,00 | 30,00 | 0,00 | 6,68 | 1 | 697,21 | 0,62 |
| 66 | 2 | 0,10 | 0,90 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 31,00 | 33,00 | 0,00 | 5,95 | 1 | 70,00 | 1,08 |
| 67 | 1 | 0,80 | 0,00 | 0,20 | 0,00 | 0,00 | 32,00 | 34,00 | 0,96 | 6,26 | 1 | 374,89 | 0,89 |
| 68 | 1 | 0,80 | 0,00 | 0,20 | 0,00 | 0,00 | 31,00 | 34,00 | 0,60 | 6,86 | 1 | 285,55 | 0,78 |
| 69 | 1 | 0,40 | 0,30 | 0,30 | 0,00 | 0,00 | 36,00 | 36,00 | 0,00 | 6,47 | 1 | 289,54 | 0,48 |
| 70 | 1 | 0,50 | 0,10 | 0,40 | 0,00 | 0,00 | 29,00 | 33,00 | 2,23 | 6,76 | 1 | 1053,01 | 0,56 |
| 71 | 1 | 0,40 | 0,20 | 0,30 | 0,10 | 0,10 | 23,00 | 32,00 | 2,73 | 7,44 | 1 | 944,60 | 0,57 |
| 72 | 1 | 0,50 | 0,10 | 0,30 | 0,10 | 0,10 | 34,00 | 35,00 | 0,73 | 5,55 | 1 | 383,49 | 0,58 |
| 73 | 1 | 0,35 | 0,15 | 0,50 | 0,00 | 0,00 | 28,00 | 31,00 | 1,25 | 4,71 | 1 | 1077,17 | 0,56 |
| 74 | 2 | 0,05 | 0,95 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 26,00 | 27,00 | 0,00 | 6,39 | 1 | 77,11 | 1,15 |
| 75 | 2 | 0,25 | 0,50 | 0,20 | 0,05 | 0,05 | 25,00 | 29,00 | 2,33 | 8,38 | 1 | 1521,93 | 0,80 |
| 76 | 1 | 0,80 | 0,20 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 30,00 | 33,00 | 2,09 | 7,00 | 1 | 726,19 | 1,36 |
| 77 | 2 | 0,00 | 0,75 | 0,00 | 0,00 | 0,25 | 25,00 | 27,00 | 1,10 | 7,37 | 1 | 173,52 | 2,48 |
| 78 | 2 | 0,10 | 0,90 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 21,00 | 28,00 | 0,00 | 6,20 | 1 | 60,00 | 0,46 |
| 79 | 2 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 15,00 | 24,00 | 0,52 | 5,43 | 1 | 76,00 | 0,51 |
| 80 | 1 | 0,75 | 0,25 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 39,00 | 41,00 | 2,91 | 7,86 | 1 | 721,63 | 0,82 |
| 81 | 1 | 0,60 | 0,00 | 0,40 | 0,00 | 0,00 | 39,00 | 41,00 | 2,40 | 7,66 | 1 | 927,42 | 0,75 |
| 82 | 2 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 26,00 | 28,00 | 0,00 | 6,21 | 1 | 125,66 | 1,38 |
| 83 | 1 | 0,70 | 0,00 | 0,30 | 0,00 | 0,00 | 40,00 | 43,00 | 0,00 | 7,11 | 1 | 1353,38 | 0,76 |
| 84 | 1 | 0,65 | 0,00 | 0,35 | 0,00 | 0,00 | 26,00 | 29,00 | 0,00 | 6,02 | 1 | 492,25 | 1,35 |
| 85 | 1 | 0,85 | 0,05 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 37,00 | 37,00 | 1,57 | 6,56 | 1 | 433,24 | 0,30 |
| 86 | 1 | 0,70 | 0,10 | 0,20 | 0,00 | 0,00 | 30,00 | 31,00 | 0,71 | 5,49 | 1 | 95,78 | 0,62 |
| 87 | 1 | 0,75 | 0,25 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 29,00 | 31,00 | 2,08 | 7,35 | 1 | 250,06 | 0,56 |
| 88 | 1 | 0,85 | 0,10 | 0,00 | 0,05 | 0,05 | 30,00 | 33,00 | 2,73 | 7,69 | 1 | 542,46 | 0,40 |
| 89 | 4 | 0,10 | 0,30 | 0,00 | 0,60 | 0,60 | 29,00 | 30,00 | 1,94 | 6,64 | 1 | 312,25 | 0,34 |
| 90 | 2 | 0,00 | 0,90 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 30,00 | 32,00 | 1,31 | 5,49 | 1 | 63,57 | 0,23 |
| 91 | 1 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 29,00 | 29,00 | 0,00 | 5,69 | 2 | 70,91 | 0,24 |
| 92 | 4 | 0,00 | 0,75 | 0,00 | 0,25 | 0,25 | 23,00 | 24,00 | 0,00 | 3,83 | 2 | 90,64 | 0,71 |
| 93 | 1 | 0,60 | 0,30 | 0,00 | 0,10 | 0,10 | 20,00 | 29,00 | 0,59 | 6,21 | 2 | 243,01 | 0,67 |
| 94 | 1 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 36,00 | 37,00 | 0,00 | 5,40 | 2 | 172,79 | 0,70 |
| 95 | 1 | 0,97 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 37,00 | 38,00 | 0,00 | 6,60 | 1 | 250,09 | 0,62 |
| 96 | 1 | 0,90 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 37,00 | 41,00 | 2,16 | 6,76 | 1 | 743,43 | 0,46 |

Příloha 3 – pokračování

| | | | | | | | | | | | | |
|-----|---|------|------|------|------|-------|-------|------|------|---|---------|------|
| 97 | 1 | 0,65 | 0,00 | 0,35 | 0,00 | 38,00 | 40,00 | 0,00 | 7,15 | 1 | 308,21 | 0,46 |
| 98 | 1 | 0,80 | 0,20 | 0,00 | 0,00 | 35,00 | 36,00 | 3,55 | 6,72 | 2 | 596,41 | 0,94 |
| 99 | 2 | 0,50 | 0,50 | 0,00 | 0,00 | 34,00 | 35,00 | 0,00 | 3,82 | 2 | 268,32 | 1,26 |
| 100 | 1 | 0,60 | 0,35 | 0,05 | 0,00 | 34,00 | 35,00 | 0,00 | 5,06 | 2 | 307,37 | 1,51 |
| 101 | 2 | 0,30 | 0,60 | 0,10 | 0,00 | 29,00 | 35,00 | 0,63 | 5,97 | 2 | 735,54 | 0,74 |
| 102 | 2 | 0,15 | 0,85 | 0,00 | 0,00 | 26,00 | 27,00 | 1,00 | 6,54 | 2 | 407,17 | 0,71 |
| 103 | 1 | 0,95 | 0,05 | 0,00 | 0,00 | 37,00 | 48,00 | 3,15 | 7,81 | 2 | 6133,83 | 0,72 |
| 104 | 1 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 39,00 | 43,00 | 4,89 | 7,65 | 2 | 770,05 | 1,90 |
| 105 | 2 | 0,30 | 0,60 | 0,08 | 0,02 | 35,00 | 40,00 | 4,15 | 7,11 | 2 | 2237,00 | 1,67 |
| 106 | 1 | 0,55 | 0,00 | 0,45 | 0,00 | 30,00 | 32,00 | 3,74 | 6,99 | 2 | 917,90 | 1,29 |
| 107 | 1 | 0,70 | 0,00 | 0,30 | 0,00 | 30,00 | 34,00 | 3,33 | 7,90 | 2 | 1859,03 | 0,22 |
| 108 | 2 | 0,00 | 0,75 | 0,25 | 0,00 | 24,00 | 26,00 | 0,59 | 4,59 | 2 | 51,90 | 1,04 |
| 109 | 2 | 0,30 | 0,65 | 0,00 | 0,05 | 17,00 | 22,00 | 1,49 | 6,15 | 2 | 1150,85 | 0,24 |
| 110 | 1 | 0,90 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 24,00 | 25,00 | 0,00 | 4,63 | 2 | 39,27 | 0,04 |

Příloha 4: Hodnoty všech historických proměnných prostředí pro jednotlivé studované lokality, které byly použity do příslušných analýz. Překryv pleší a podíl ploch (%), plocha pleší v okruhu o poloměru 30 m v jednotlivých obdobích (m²).

| číslo | překryv pleší dříve a dnes | | | historická izolovanost | | | podíl ploch dříve a dnes | | | okruhy kolem současných pleší | | | | | | |
|-------|----------------------------|--------|--------|------------------------|--------|--------|--------------------------|-------|-------|-------------------------------|-------|--------|--------|---------|---------|---------|
| | pleš38 | pleš73 | pleš88 | izol38 | izol73 | izol88 | izol100 | are38 | are73 | are88 | are00 | o30_38 | o30_73 | o30_88 | o30_00 | |
| 1 | 0,60 | 0,82 | 0,65 | 0,86 | 0,66 | 0,60 | 0,51 | 0,17 | 0,60 | 0,98 | 0,96 | 0,89 | 426,40 | 690,64 | 680,47 | 629,13 |
| 2 | 0,00 | 0,35 | 0,00 | 0,00 | 0,78 | 0,39 | 0,72 | 0,42 | 0,00 | 1,85 | 0,00 | 0,00 | 82,25 | 104,25 | 105,32 | 42,46 |
| 3 | 0,00 | 0,00 | 0,87 | 0,70 | 0,49 | 0,72 | 0,74 | 0,50 | 0,56 | 0,00 | 1,73 | 0,82 | 81,52 | 79,83 | 333,53 | 155,94 |
| 4 | 0,00 | 0,00 | 0,64 | 0,68 | 0,50 | 0,92 | 0,99 | 0,52 | 0,00 | 0,00 | 0,89 | 1,05 | 44,20 | 282,31 | 281,58 | 262,00 |
| 5 | 0,75 | 0,73 | 0,49 | 0,84 | 0,30 | 0,22 | 0,65 | 0,36 | 1,66 | 2,16 | 1,22 | 1,02 | 800,45 | 925,61 | 715,08 | 592,44 |
| 6 | 0,00 | 0,00 | 0,27 | 0,70 | 0,20 | 0,34 | 0,48 | 0,30 | 0,00 | 0,00 | 0,84 | 0,74 | 0,00 | 0,00 | 448,35 | 588,10 |
| 7 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,20 | 0,33 | 0,80 | 1,26 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 43,06 | 325,32 |
| 8 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,73 | 0,12 | 0,26 | 0,52 | 0,50 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,93 | 0,00 | 0,00 | 8,08 | 109,00 |
| 9 | 0,00 | 0,00 | 0,42 | 0,75 | 0,08 | 0,25 | 0,32 | 0,26 | 0,00 | 0,00 | 0,56 | 0,81 | 0,00 | 0,00 | 278,75 | 400,36 |
| 10 | 0,03 | 0,49 | 0,59 | 0,84 | 0,09 | 3,88 | 0,51 | 0,23 | 0,04 | 2,27 | 1,01 | 1,01 | 47,62 | 1597,70 | 1524,51 | 1341,37 |
| 11 | 0,00 | 0,00 | 0,40 | 0,73 | 0,18 | 1,00 | 0,89 | 0,80 | 0,00 | 0,00 | 1,26 | 0,90 | 0,00 | 0,00 | 397,48 | 274,94 |
| 12 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,48 | 0,19 | 0,65 | 0,76 | 0,56 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,29 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 105,03 |
| 13 | 0,00 | 0,00 | 0,52 | 0,00 | 0,59 | 0,89 | 1,98 | 0,90 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 14,26 | 19,72 | 733,01 | 70,56 |

Příloha 4 – pokračování

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|------|------|---------|---------|---------|---------|
| 14 | 0,61 | 0,77 | 0,82 | 0,61 | 0,43 | 0,58 | 0,39 | 0,35 | 1,07 | 1,16 | 2,42 | 1,08 | 990,31 | 1213,37 | 1870,18 | 1135,23 |
| 15 | 0,00 | 0,00 | 0,44 | 0,86 | 0,41 | 0,66 | 0,67 | 0,46 | 0,00 | 0,00 | 0,72 | 1,02 | 0,00 | 0,00 | 114,98 | 163,32 |
| 16 | 0,99 | 0,95 | 0,00 | 0,81 | 0,70 | 1,45 | 0,70 | 0,51 | 7,92 | 12,14 | 0,00 | 0,88 | 360,06 | 663,12 | 0,00 | 42,56 |
| 17 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,31 | 0,53 | 0,46 | 0,46 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| 18 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,76 | 0,41 | 0,72 | 0,45 | 0,37 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 2,98 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 260,60 |
| 19 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,63 | 0,28 | 0,47 | 0,30 | 0,30 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,70 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 114,18 |
| 20 | 0,48 | 0,13 | 0,00 | 0,80 | 0,10 | 1,27 | 0,89 | 0,49 | 0,92 | 27,55 | 2,31 | 1,60 | 191,41 | 428,57 | 43,19 | 332,61 |
| 21 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,49 | 0,21 | 1,12 | 0,57 | 0,60 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,67 | 0,00 | 161,77 | 0,00 | 52,09 |
| 22 | 0,00 | 0,82 | 0,00 | 0,49 | 0,37 | 3,05 | 0,79 | 0,83 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,84 | 126,06 | 1449,06 | 0,00 | 91,66 |
| 23 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,19 | 0,16 | 1,53 | 0,49 | 0,57 | 0,00 | 3,09 | 0,00 | 1,12 | 0,00 | 234,88 | 0,00 | 63,95 |
| 24 | 0,00 | 0,47 | 0,00 | 0,89 | 0,20 | 1,30 | 0,51 | 0,72 | 0,00 | 2,71 | 0,00 | 1,45 | 0,00 | 453,29 | 0,00 | 168,72 |
| 25 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,48 | 0,19 | 1,13 | 0,45 | 0,71 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,34 | 0,00 | 131,60 | 0,00 | 192,51 |
| 26 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,86 | 0,22 | 0,78 | 0,46 | 0,61 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 58,43 | 0,00 | 237,12 |
| 27 | 0,00 | 0,54 | 0,00 | 0,75 | 0,27 | 0,79 | 0,72 | 0,77 | 0,00 | 3,86 | 0,00 | 2,14 | 0,00 | 199,25 | 0,00 | 165,71 |
| 28 | 0,00 | 0,00 | 0,64 | 0,71 | 0,29 | 1,44 | 0,81 | 1,07 | 0,00 | 0,00 | 1,81 | 0,70 | 0,00 | 186,24 | 458,12 | 258,21 |
| 29 | 0,00 | 0,35 | 0,31 | 0,78 | 0,37 | 0,93 | 2,15 | 0,57 | 0,00 | 1,09 | 0,78 | 1,32 | 0,00 | 501,83 | 380,57 | 739,32 |
| 30 | 0,55 | 0,43 | 0,54 | 0,80 | 0,93 | 1,54 | 1,27 | 0,62 | 3,45 | 4,30 | 1,94 | 1,01 | 417,22 | 516,48 | 405,70 | 122,40 |
| 31 | 0,68 | 0,94 | 0,64 | 0,78 | 0,80 | 1,15 | 0,71 | 0,50 | 5,71 | 11,08 | 2,19 | 1,00 | 693,42 | 1482,38 | 394,75 | 180,14 |
| 32 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,51 | 0,55 | 1,07 | 0,72 | 0,68 | 3,77 | 0,00 | 4,54 | 1,96 | 287,40 | 0,00 | 257,64 | 112,55 |
| 33 | 0,00 | 0,62 | 0,92 | 0,73 | 0,92 | 1,31 | 1,38 | 1,58 | 0,00 | 3,46 | 0,00 | 0,90 | 3,46 | 458,87 | 253,07 | 426,01 |
| 34 | 0,00 | 0,43 | 0,00 | 0,69 | 0,87 | 1,00 | 1,12 | 1,13 | 0,00 | 3,09 | 0,00 | 1,18 | 10,20 | 355,50 | 210,64 | 231,46 |
| 35 | 0,09 | 0,56 | 0,51 | 0,86 | 1,41 | 1,36 | 2,40 | 1,09 | 0,82 | 0,96 | 2,94 | 1,43 | 230,40 | 939,30 | 998,19 | 1359,50 |
| 36 | 0,25 | 0,42 | 0,66 | 0,96 | 0,98 | 1,49 | 1,16 | 0,94 | 0,39 | 0,57 | 1,49 | 1,21 | 700,06 | 723,16 | 1456,24 | 1492,37 |
| 37 | 0,00 | 0,24 | 0,73 | 0,75 | 0,64 | 1,09 | 1,16 | 0,97 | 0,00 | 1,48 | 2,85 | 1,23 | 0,00 | 267,99 | 491,24 | 224,87 |
| 38 | 0,25 | 0,62 | 0,68 | 0,74 | 0,87 | 1,65 | 0,78 | 0,66 | 1,19 | 2,10 | 3,23 | 0,94 | 302,28 | 1028,19 | 1434,06 | 602,71 |
| 39 | 0,66 | 0,55 | 0,68 | 0,96 | 0,54 | 0,81 | 0,37 | 0,34 | 2,28 | 1,20 | 3,68 | 1,72 | 928,77 | 613,49 | 1775,09 | 893,67 |
| 40 | 0,15 | 0,44 | 0,88 | 0,72 | 2,27 | 1,99 | 0,77 | 0,65 | 1,36 | 0,47 | 1,67 | 1,21 | 371,93 | 318,42 | 458,00 | 331,99 |
| 41 | 0,48 | 0,20 | 0,00 | 0,56 | 2,81 | 4,34 | 0,53 | 1,15 | 10,54 | 0,00 | 0,00 | 0,48 | 805,61 | 1407,87 | 209,66 | 320,19 |
| 42 | 0,97 | 1,00 | 0,00 | 1,00 | 0,82 | 0,56 | 0,57 | 1,09 | 15,01 | 0,00 | 0,00 | 3,38 | 1080,72 | 1850,99 | 119,08 | 510,41 |
| 43 | 0,37 | 0,53 | 0,00 | 0,79 | 1,80 | 3,66 | 0,59 | 0,95 | 0,52 | 12,29 | 0,00 | 1,07 | 636,85 | 864,36 | 23,59 | 622,27 |
| 44 | 0,91 | 1,00 | 0,51 | 1,00 | 5,20 | 0,50 | 0,62 | 1,91 | 30,07 | 0,00 | 3,19 | 2,05 | 1050,58 | 2155,98 | 138,13 | 662,34 |
| 45 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,77 | 0,99 | 1,77 | 0,55 | 0,77 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,96 | 78,17 | 384,98 | 31,73 | 97,02 |
| 46 | 0,74 | 0,91 | 0,55 | 0,91 | 0,76 | 2,58 | 0,31 | 0,63 | 1,75 | 7,87 | 0,62 | 1,18 | 958,53 | 1688,97 | 364,18 | 711,27 |

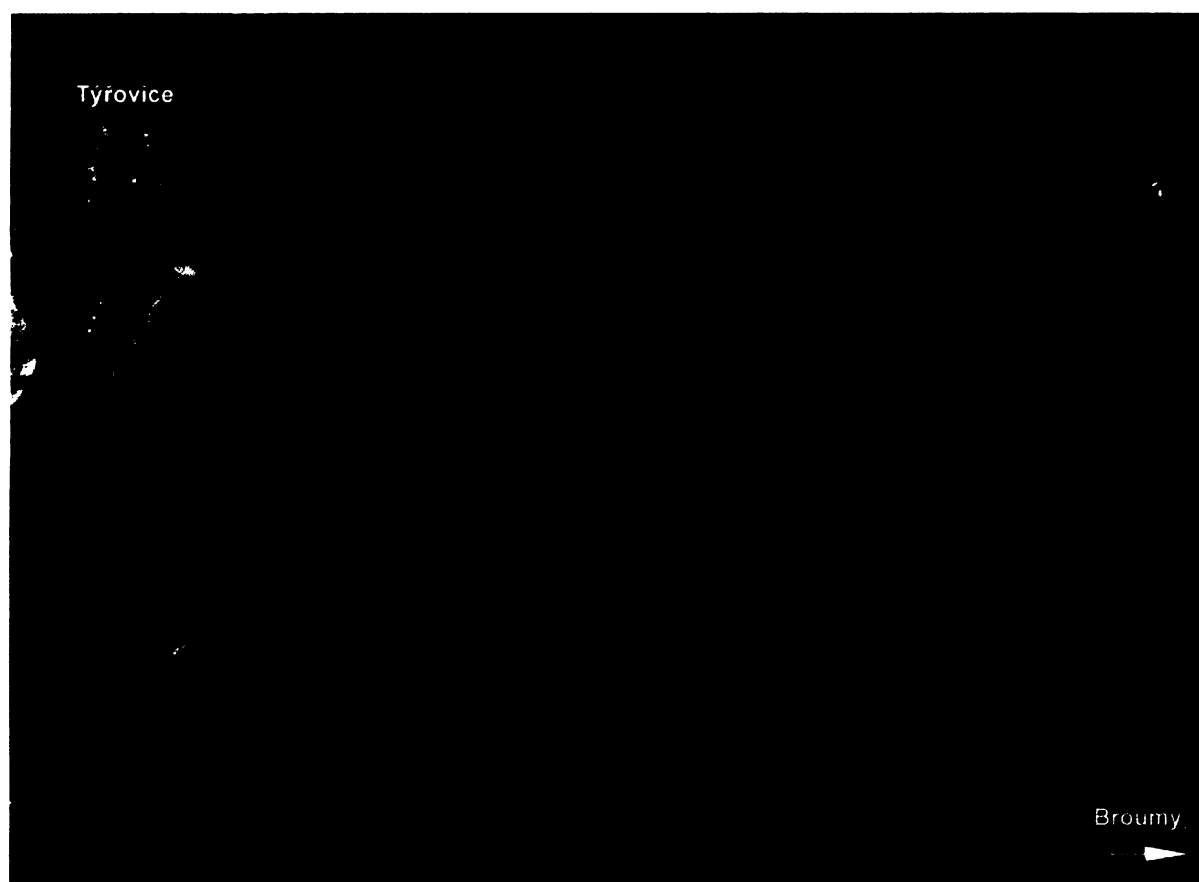
Příloha 4 – pokračování

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|-------|------|---------|---------|---------|---------|
| 47 | 0,66 | 0,90 | 0,49 | 0,78 | 1,12 | 0,66 | 0,98 | 0,57 | 2,04 | 5,70 | 0,60 | 0,91 | 622,38 | 1358,18 | 531,68 | 625,91 |
| 48 | 0,55 | 1,00 | 0,71 | 1,00 | 4,56 | 0,65 | 0,71 | 0,98 | 8,16 | 16,67 | 4,40 | 1,38 | 987,35 | 2320,34 | 893,32 | 548,50 |
| 49 | 0,35 | 0,66 | 0,74 | 0,91 | 1,71 | 1,03 | 0,74 | 0,62 | 2,40 | 4,58 | 1,81 | 1,27 | 496,89 | 1076,94 | 813,61 | 643,58 |
| 50 | 0,81 | 0,44 | 0,14 | 0,78 | 0,56 | 1,11 | 0,79 | 1,12 | 5,14 | 9,82 | 3,88 | 0,88 | 973,49 | 918,98 | 502,41 | 407,07 |
| 51 | 0,00 | 0,00 | 0,58 | 0,94 | 0,05 | 0,36 | 0,35 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,94 | 0,79 | 0,00 | 0,00 | 69,93 | 58,45 |
| 52 | 0,32 | 0,76 | 0,87 | 0,93 | 2,56 | 0,34 | 0,46 | 0,35 | 0,48 | 1,09 | 1,72 | 0,99 | 1053,62 | 2497,55 | 2606,70 | 2738,15 |
| 53 | 0,30 | 0,59 | 0,89 | 0,91 | 2,51 | 2,48 | 3,94 | 1,82 | 0,74 | 0,59 | 1,89 | 1,00 | 523,38 | 833,10 | 2028,16 | 1229,79 |
| 54 | 0,10 | 0,60 | 0,79 | 0,88 | 0,88 | 2,08 | 2,93 | 1,28 | 0,42 | 0,96 | 1,33 | 1,02 | 210,39 | 1439,35 | 1850,31 | 1728,04 |
| 55 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,83 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,27 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 742,10 |
| 56 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,82 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 661,48 |
| 57 | 0,29 | 0,42 | 0,55 | 0,83 | 0,20 | 1,02 | 2,99 | 1,02 | 0,48 | 0,62 | 0,68 | 1,04 | 1050,25 | 1024,68 | 1456,05 | 1961,17 |
| 58 | 0,00 | 0,37 | 0,81 | 0,85 | 0,41 | 0,95 | 1,30 | 1,26 | 0,00 | 0,62 | 1,10 | 0,99 | 0,00 | 1162,77 | 1959,94 | 1977,99 |
| 59 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,45 | 0,32 | 1,71 | 2,67 | 2,09 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,14 | 0,00 | 412,00 | 498,97 | 419,94 |
| 60 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,51 | 0,24 | 1,18 | 1,92 | 1,33 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,73 | 0,00 | 21,97 | 92,54 | 246,28 |
| 61 | 0,19 | 0,54 | 0,20 | 0,85 | 0,39 | 0,57 | 1,59 | 0,62 | 1,55 | 7,24 | 26,23 | 2,23 | 246,11 | 571,28 | 369,84 | 253,02 |
| 62 | 0,00 | 0,46 | 0,00 | 0,89 | 0,63 | 1,51 | 2,06 | 0,75 | 0,91 | 0,76 | 0,00 | 1,24 | 64,58 | 459,72 | 380,97 | 251,56 |
| 63 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,64 | 0,36 | 1,28 | 0,82 | 0,80 | 0,00 | 0,00 | 34,79 | 1,38 | 0,00 | 115,27 | 2170,67 | 118,23 |
| 64 | 0,00 | 0,70 | 0,46 | 0,00 | 0,47 | 0,73 | 2,31 | 0,98 | 0,00 | 3,58 | 0,48 | 0,00 | 0,00 | 834,50 | 373,67 | 0,00 |
| 65 | 0,46 | 0,17 | 0,00 | 0,85 | 2,92 | 0,90 | 1,35 | 0,73 | 1,18 | 0,69 | 0,52 | 0,91 | 626,80 | 365,44 | 191,23 | 654,51 |
| 66 | 0,05 | 0,47 | 0,00 | 0,64 | 0,97 | 0,77 | 0,79 | 1,16 | 11,11 | 6,89 | 0,00 | 1,29 | 263,27 | 423,33 | 0,00 | 278,26 |
| 67 | 0,00 | 0,26 | 0,46 | 0,82 | 0,40 | 2,25 | 1,44 | 0,65 | 0,00 | 3,36 | 1,52 | 0,90 | 0,00 | 601,45 | 556,87 | 338,44 |
| 68 | 0,00 | 0,42 | 0,00 | 0,51 | 0,91 | 1,14 | 1,45 | 0,76 | 0,00 | 0,75 | 0,00 | 0,54 | 162,87 | 343,81 | 266,97 | 177,46 |
| 69 | 0,24 | 0,77 | 0,62 | 0,46 | 3,78 | 0,59 | 0,56 | 0,72 | 3,16 | 2,45 | 1,27 | 1,03 | 639,73 | 605,61 | 367,00 | 422,99 |
| 70 | 0,00 | 0,35 | 0,79 | 0,78 | 0,21 | 1,90 | 0,85 | 0,70 | 0,00 | 0,59 | 1,27 | 0,85 | 0,00 | 514,03 | 1154,30 | 899,96 |
| 71 | 0,00 | 0,39 | 0,64 | 0,86 | 0,21 | 0,61 | 0,93 | 0,57 | 0,00 | 0,47 | 0,86 | 1,16 | 0,00 | 447,75 | 762,74 | 1082,73 |
| 72 | 0,00 | 0,84 | 0,85 | 0,97 | 0,26 | 0,70 | 0,76 | 0,60 | 0,00 | 1,94 | 3,39 | 1,55 | 0,00 | 744,25 | 963,55 | 593,84 |
| 73 | 0,41 | 0,41 | 0,43 | 0,82 | 0,34 | 1,28 | 1,09 | 0,64 | 0,97 | 0,52 | 0,67 | 0,99 | 876,52 | 564,75 | 795,52 | 1069,62 |
| 74 | 0,02 | 0,51 | 0,52 | 0,64 | 1,22 | 1,31 | 1,32 | 1,50 | 50,76 | 2,63 | 1,53 | 1,58 | 434,02 | 228,02 | 215,31 | 329,98 |
| 75 | 0,44 | 0,56 | 0,40 | 0,93 | 9,56 | 0,50 | 1,08 | 0,70 | 2,57 | 2,33 | 0,94 | 1,97 | 1206,99 | 1335,74 | 1057,91 | 2101,37 |
| 76 | 0,00 | 0,49 | 0,77 | 0,72 | 1,62 | 2,49 | 1,47 | 1,97 | 0,00 | 4,87 | 2,57 | 0,65 | 28,57 | 847,47 | 1387,23 | 633,93 |
| 77 | 0,06 | 0,43 | 0,53 | 0,57 | 3,17 | 4,08 | 3,80 | 2,72 | 22,56 | 20,40 | 0,85 | 1,19 | 608,79 | 922,20 | 1133,89 | 794,30 |
| 78 | 0,20 | 0,00 | 0,21 | 0,54 | 0,79 | 0,69 | 0,56 | 0,77 | 5,76 | 0,00 | 0,00 | 0,92 | 158,46 | 129,11 | 281,32 | 217,51 |
| 79 | 0,00 | 0,46 | 0,55 | 0,80 | 0,48 | 1,04 | 0,69 | 0,60 | 0,00 | 1,74 | 5,03 | 3,39 | 304,34 | 269,28 | 378,02 | 313,09 |

Příloha 4 – pokračování

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|------|------|------|------|-------|------|------|------|------|-------|-------|------|---------|---------|---------|---------|
| 80 | 0,56 | 0,86 | 0,06 | 0,79 | 0,68 | 0,90 | 2,01 | 0,91 | 0,10 | 2,99 | 2,01 | 1,03 | 1066,64 | 1468,73 | 362,99 | 830,44 |
| 81 | 0,15 | 0,64 | 0,18 | 0,81 | 0,94 | 0,83 | 1,62 | 0,70 | 1,25 | 5,54 | 3,70 | 1,03 | 352,15 | 1168,08 | 606,82 | 957,10 |
| 82 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,52 | 0,97 | 1,82 | 1,55 | 1,48 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,18 | 21,87 | 730,51 | 1691,18 | 86,19 |
| 83 | 0,00 | 0,82 | 0,70 | 0,72 | 0,36 | 0,50 | 3,76 | 0,66 | 0,00 | 2,20 | 2,79 | 0,89 | 0,00 | 1665,49 | 1542,46 | 1170,52 |
| 84 | 0,00 | 0,13 | 0,67 | 0,97 | 0,40 | 1,51 | 3,03 | 1,13 | 0,00 | 6,06 | 0,91 | 0,61 | 0,00 | 736,53 | 613,97 | 536,61 |
| 85 | 0,85 | 0,85 | 0,27 | 0,67 | 0,20 | 0,52 | 0,41 | 0,47 | 0,95 | 1,40 | 0,90 | 0,61 | 409,55 | 618,51 | 391,00 | 265,72 |
| 86 | 0,00 | 0,25 | 0,00 | 0,82 | 0,78 | 1,97 | 0,89 | 0,78 | 0,00 | 3,24 | 0,00 | 1,84 | 156,35 | 436,88 | 177,13 | 236,32 |
| 87 | 0,30 | 0,51 | 0,22 | 0,55 | 0,92 | 1,19 | 0,78 | 1,13 | 1,37 | 1,24 | 1,07 | 1,79 | 248,46 | 382,19 | 288,77 | 644,47 |
| 88 | 0,24 | 0,94 | 0,79 | 0,90 | 1,77 | 0,99 | 0,66 | 0,89 | 2,60 | 1,83 | 1,81 | 1,30 | 808,20 | 1022,05 | 1064,71 | 820,81 |
| 89 | 0,92 | 0,91 | 0,51 | 0,85 | 2,51 | 0,81 | 0,71 | 0,60 | 0,39 | 2,99 | 1,27 | 1,17 | 756,99 | 733,32 | 397,32 | 364,61 |
| 90 | 0,00 | 0,30 | 0,73 | 0,72 | 0,23 | 1,08 | 0,36 | 0,33 | 0,00 | 11,81 | 4,63 | 5,57 | 0,00 | 422,23 | 294,21 | 354,34 |
| 91 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,11 | 0,37 | 0,43 | 0,34 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| 92 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,78 | 0,06 | 0,29 | 0,79 | 0,87 | 0,00 | 0,00 | 2,38 | 1,18 | 0,00 | 0,00 | 216,00 | 262,72 |
| 93 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,60 | 0,05 | 0,32 | 0,96 | 0,73 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 255,65 |
| 94 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,71 | 0,05 | 0,45 | 0,95 | 0,74 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,97 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 167,74 |
| 95 | 0,00 | 0,00 | 0,72 | 0,72 | 0,07 | 0,35 | 1,93 | 0,69 | 0,00 | 0,00 | 1,43 | 1,07 | 0,00 | 0,00 | 843,94 | 293,23 |
| 96 | 0,00 | 0,30 | 0,70 | 0,80 | 0,06 | 0,26 | 1,60 | 0,51 | 0,00 | 0,32 | 1,51 | 0,98 | 0,00 | 239,00 | 1038,49 | 725,79 |
| 97 | 0,00 | 0,82 | 0,41 | 0,83 | 0,05 | 0,22 | 0,75 | 0,49 | 0,00 | 1,10 | 1,00 | 1,09 | 0,00 | 340,00 | 309,75 | 334,98 |
| 98 | 0,00 | 0,32 | 0,44 | 0,89 | 0,07 | 0,44 | 2,87 | 1,03 | 0,00 | 0,55 | 1,72 | 1,44 | 0,00 | 322,06 | 537,41 | 933,65 |
| 99 | 0,00 | 0,00 | 0,24 | 0,54 | 0,06 | 0,84 | 2,45 | 1,52 | 0,00 | 0,00 | 3,83 | 0,82 | 0,00 | 208,43 | 588,27 | 470,27 |
| 100 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,60 | 0,08 | 0,89 | 1,17 | 1,72 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,01 | 0,00 | 55,11 | 70,70 | 571,09 |
| 101 | 0,00 | 0,41 | 0,00 | 0,85 | 0,08 | 0,36 | 0,68 | 0,75 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 1,45 | 0,00 | 730,41 | 0,00 | 1069,01 |
| 102 | 0,00 | 0,20 | 0,00 | 0,63 | 0,13 | 1,11 | 0,70 | 0,78 | 0,00 | 0,18 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 281,63 | 1,03 | 406,42 |
| 103 | 0,08 | 0,43 | 0,58 | 0,93 | 0,48 | 1,88 | 0,77 | 0,77 | 0,24 | 0,95 | 1,27 | 1,09 | 0,00 | 341,91 | 1856,01 | 1870,88 |
| 104 | 0,31 | 0,72 | 0,72 | 0,73 | 2,19 | 0,88 | 2,89 | 1,98 | 1,92 | 5,35 | 10,09 | 0,97 | 726,53 | 1329,10 | 1243,86 | 746,60 |
| 105 | 0,16 | 0,40 | 0,36 | 0,88 | 1,55 | 3,63 | 3,97 | 1,76 | 0,07 | 0,96 | 1,38 | 1,00 | 534,00 | 1131,81 | 926,87 | 1943,64 |
| 106 | 0,08 | 0,48 | 0,50 | 0,85 | 0,69 | 2,94 | 0,54 | 1,30 | 1,01 | 1,97 | 3,36 | 1,08 | 264,45 | 985,34 | 1221,88 | 1137,32 |
| 107 | 0,35 | 0,67 | 0,32 | 0,88 | 1,55 | 0,38 | 0,19 | 0,20 | 1,14 | 0,83 | 0,64 | 1,05 | 378,94 | 1050,47 | 867,24 | 1423,48 |
| 108 | 0,00 | 0,00 | 0,27 | 0,00 | 0,78 | 0,83 | 0,68 | 1,09 | 0,00 | 0,00 | 4,09 | 0,00 | 16,74 | 47,78 | 499,21 | 19,67 |
| 109 | 0,00 | 0,55 | 0,22 | 0,89 | 12,97 | 0,24 | 0,22 | 0,24 | 0,81 | 0,71 | 0,31 | 1,01 | 819,58 | 814,25 | 352,75 | 1163,16 |
| 110 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,91 | 0,07 | 0,08 | 0,02 | 0,05 | 4,35 | 0,00 | 0,00 | 0,68 | 170,96 | 310,28 | 0,00 | 26,90 |

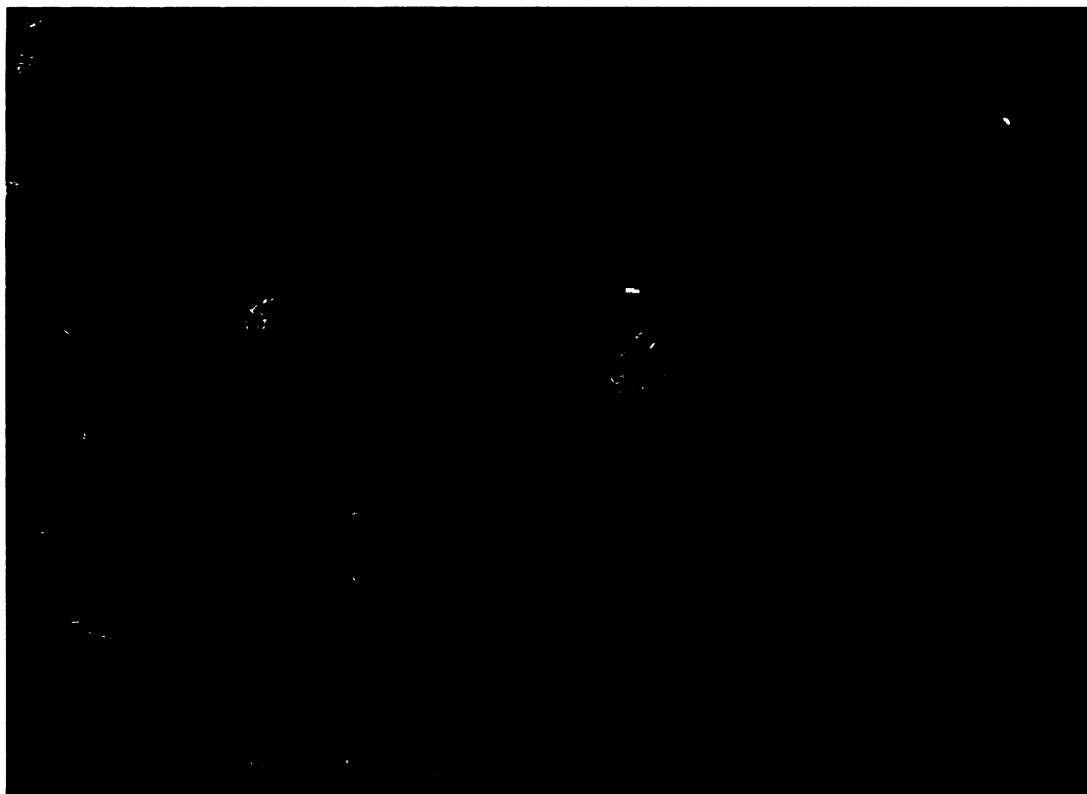
Příloha 5: Rozmístění studovaných pleší – Vysoký vrch, údolí Úpořského potoka. Zobrazeno včetně okrajových lokalit, které však do žádných analýz nevstupují – Týřovické skály a tři lokality v blízkosti Broumy.



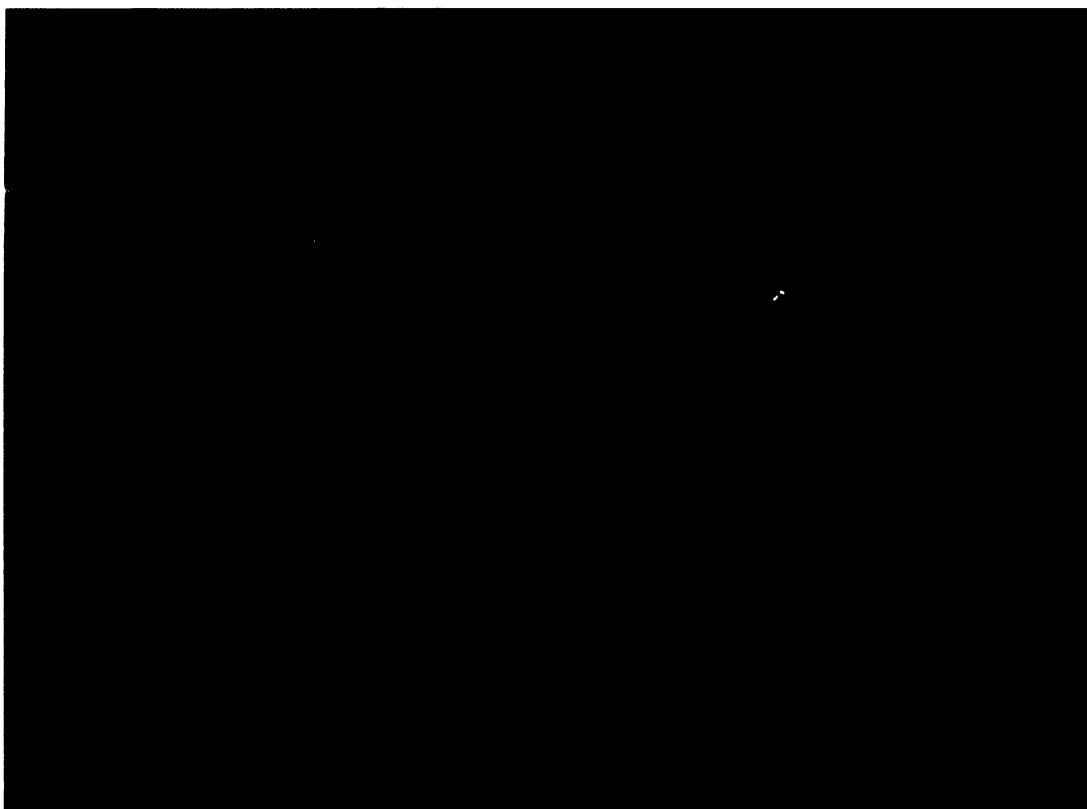
Vysoký vrch, zřícenina Týřov

Příloha 6: Historická struktura krajiny v jednotlivých zkoumaných obdobích – rok 1938, 1973, 1988, 2000.

rok 1938



rok 1973



rok 1988



rok 2000

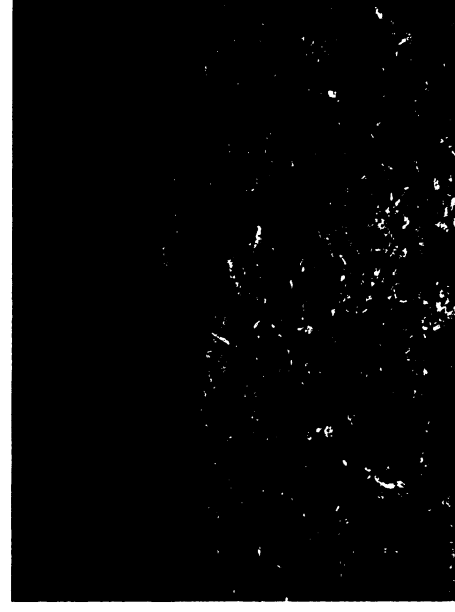
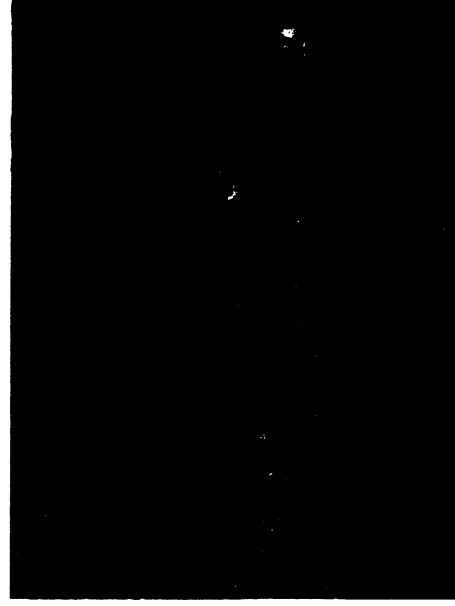


Příloha 7: Typy lokalit – skála, mělká půda, sut', hlubší půda.

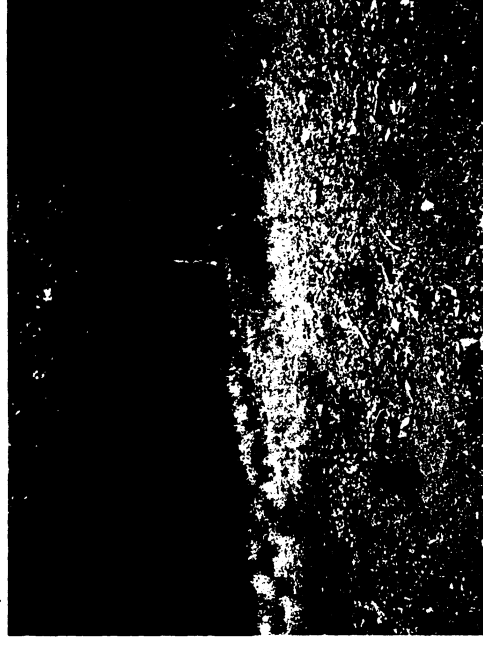
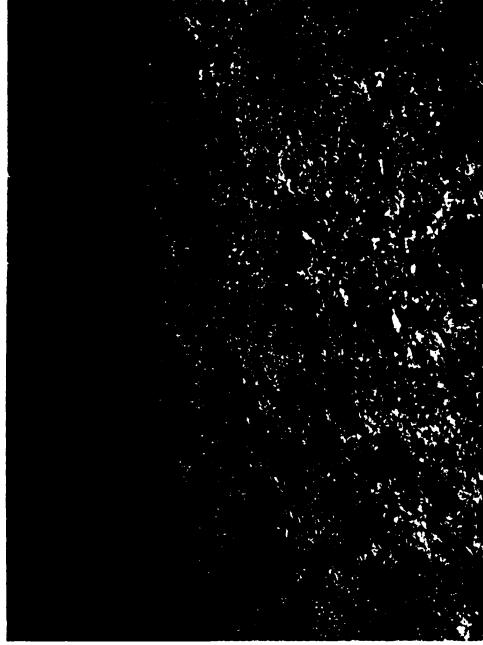
Skála



Mělká půda



Suf



Hlubší půda

