

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



# Diverzita heliofilních druhů bylin v opuštěné krajině

*Bakalářská práce*

Miloš Kubát

Praha 2008

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Jaroslav Vojta

## 1. Obsah

1. Obsah.....	2
2. Poděkování.....	2
3. Souhrn / Abstract.....	3
4. Úvod.....	4
5. Teoretická část.....	5
5. 1. Dynamika lokální expanze dřevin v krajině.....	5
5. 2. Travinná společenstva v opuštěné kulturní krajině.....	8
5. 3. Společenstva koexistujících dřevin a travin.....	10
5. 4. Vliv historického hospodaření na expanzi dřevin.....	13
5. 5. Působení dřevin na vegetaci podrostu.....	15
5. 5. 1. Vliv na druhovou diverzitu bylin.....	15
5. 5. 2. Vliv na funkční skupiny bylin.....	18
6. Praktická část.....	20
1. 1. Cíle praktické části BP.....	20
6. 2. Metodika.....	20
6. 2. 1. Použitá data.....	20
6. 2. 2. Práce v aplikaci ArcMap.....	21
6. 2. 3. Analýza CCA (Canonical correspondence analysis).....	23
6. 3. Výsledky.....	23
6. 4. Závěr praktické části BP.....	25
7. Diskuse.....	26
8. Závěr.....	27
9. Seznam použité literatury.....	29
10. Použitý software .....	33

## 2. Poděkování

Poděkovat bych chtěl především rodičům, za jejich velkou podporu po celou dobu mého studia. Velký dík patří také Jardovi Vojtovi za všechnen čas, který mi věnoval.

### *3. Souhrn*

Heliofilní druhy bylin, vyskytující se často na zemědělsky využívaná travnatá společenstva, patří ve střední Evropě mezi nejohroženější skupiny rostlin, vzhledem k dlouhodobému úbytku plochy jejich biotopů. Cílem této práce je shromáždit a analyzovat dostupné práce zabývající se procesy, které souvisí s degradací a mizením stanovišť světlomilných lučních druhů, a dopadem těchto procesů na druhovou diverzitu světlomilných druhů.

Na základě shromážděných informací se domnívám, že expanze dřevin do travinných společenstev v pozdních stádiích sukcese v podmínkách střední Evropy je procesem analogickým k invazi dřevin do primárně nelesních stepních oblastí, která je způsobena změnou ekologických podmínek a následného posunu rovnováhy mezi travinnou a dřevinnou složkou vegetace.

Vliv zvyšující se pokryvnosti křovin neznamena vždy snížení druhové diversity bylin na lokalitě, ale v určitých případech ji může zvýšit. Protože se však jedná o druhově specifické efekty, je vhodné studovat vliv pokryvnosti křovin na jednotlivé funkční skupiny rostlin.

### *Abstract*

Heliophilous herb species, often occupying agricultural grasslands, are the most endangered groups of plants in the central Europe, because of a continuous decrease of area of their habitats. Aim of this work is to collect and analyse works, which is studying processes relating to degradation and extinction of habitats of the heliophilous herb species, and impact of these processes on the diversity of the heliophilous species.

I mean, on the basis of the collected information, that expansion of the woody species into grass communities during the late-succession in the middle Europe is analogous process to invasion of woody species into primary steppe-like landscape. This invasion is caused by change of the ecological conditions and shift of the equilibrium between grass and woody compound of the vegetation.

Increasing cover of the woody individuals doesn't always lead to decrease of the diversity of heliophilous species, but in some cases, it can lead to increase of the number of the heliophilous species located in the area. Because it is strongly species-dependent effect, more useful is to study influence of the cover of the woody individuals on the functional groups of the plant species.

## 4. Úvod

Snižování druhové diverzity organismů je jedním z nejzávažnějších problémů dnešního světa. Nejčastější příčinou tohoto jevu je degradace až vymizení biotopu těchto organismů. Rapidně ubývajícím biotopem, zejména ve vyspělých průmyslových zemích, jsou polopřirozená travnatá společenstva, mezi něž patří např. extenzivně obhospodařované louky, nebo pastviny, na nichž je hospodářská činnost postupně ukončována, protože jejich provoz se již stává ekonomicky nevýhodným (Ihse 1995; Stanners a Bordeaux 1995). Takovéto lokality mají v podmínkách oblasti listnatých lesů temperátního pásu tendenci zarůstat dřevinami a během sukcese směřovat ke klimaxovému stadiu, tedy lesu (Bunce a Hallam 1993). Snížování celkové plochy travnatých společenstev na krajinné škále vede k ohrožení až lokální extinkci řady zejména heliofilních druhů bylin (Hanson a Fogelfors 2000). Druhově nejbohatší travnatá společenstva jsou xerothermní trávníky, občasně využívané pastviny (Partel a Zobel 1999, Weibull a Ostman, 2003)

Podobný proces invaze dřevin a snižování plochy travnatých společenstev jako v případě opuštěné zemědělské plochy se často odehrává v regionech se savanovitou, nebo lesostepní vegetací (Bahre a Shelton 1993). Takovéto expanze dřevin do oblastí primárního bezlesí jsou často způsobovány snížením intenzity a frekvence požárů v rámci moderních protipožárních opatření, nebo snížením početnosti přirozených herbivorů v oblasti (Stott 1991, Knight et al. 1994, Hoch a Briggs 1999).

Pro určení dopadu zvyšující se pokryvnosti dřevin je důležité sledovat změny ekologických podmínek způsobené postupným zarůstáním lokality na malé škále a odpovědi jednotlivých skupin bylin majících podobné vlastnosti, jako jsou populační dynamika, způsob šíření, růstové formy aj. (Kahmen a Poschlod 2007).

Podle známého vztahu mezi velikostí, izolovaností plochy a počtem druhů na ní se vyskytujících, diverzita heliofilních druhů bylin úzce souvisí s dynamikou expanze dřevin do krajiny. Aspekty na velké časové a prostorové škále se zabývám v první kapitole.

Na expanzi dřevin v krajině lze také pohlížet jako na postupné ekologické změny na stanovišti, odehrávající se na malých prostorových škálách, které přímo ovlivňují výskyt jednotlivých druhů bylin.

Cílem této bakalářské práce je tedy identifikovat a integrovat procesy, probíhající na různých prostorových škálách, které ovlivňují diverzitu heliofilních druhů bylin v opuštěné kulturní krajině a její vývoj.



Totéž potvrzuje výzkum probíhající na opuštěných lokalitách v české republice (Prach a Pyšek 2001). Pokryvnost dřevinné vrstvy zjištěná na dřívě zemědělsky využívaných plochách, naměřená po dvaceti letech od počátku sukcese, kolísá od 0% do 98%. Přičemž nejrapidnější nárůst pokryvnosti dřevin nastává do deseti let od počátku sukcese, po cca. dvaceti letech se tento růst značně zpomaluje, nebo dokonce zastavuje.

Prach (2003) studoval sérii výzkumů zabývajících se sukcesí na nejrůznějších typech antropogenních lokalit, přičemž bral v úvahu celkovou rychlost sukcese a rychlost kolonizace těchto míst dřevinami. Expanze dřevin na nelesních plochy je nejrychlejší ve vlhkostně a teplotně mezických podmínkách, zatímco nejpomalejší v místech velmi suchých, respektive vysýchavých, nebo naopak v silně zamokřených terénních depresích. Zajímavé je, že zcela nepatrná kolonizace plochy dřevinami byla zjištěna také na středně vlhkých a velmi úživných opuštěných polích. Zde se již během prvních let po ukončení orby vytváří velmi hustý a kompaktní bylinný porost, který představuje pro semenáčky dřevin nevhodné prostředí k růstu. Na řadě takovýchto ploch nebyli po třiceti letech od začátku sukcese zaznamenáni žádní jedinci dřevin.

Byla také studována závislost krátkodobých výkyvů klimatu na rychlost expanze dřevin na opuštěných polích (Dovciak, Frelich a Reich 2005). Autoři prováděli tento výzkum na rozlehlých opuštěných lánech v severní části spojených států amerických v oblasti ekotonu mezi pásmem prérií a pásmem temperátního lesa. Tato pole již několik let po ukončení orby zarostla travinami. Do těchto čistě travinných ekosystémů pak různou rychlostí expandoval druh *Pinus strobus*, v daném regionu pionýrský druh. Zvlášť byly sledovány okraje bývalých polí, zastíněné přilehlými porosty dřevin, a jejich nezastíněné centrální části.

Výzkum probíhal v letech 1980 až 1994. V období teplotně i srážkově průměrného období v letech 1980 až 1985 druh *Pinus strobus* mírně expandoval pouze v úzkém pásu na okraji bývalých polí, tam kde přilehlé stromové a keřové porosty poskytovaly stín. Následovalo velmi suché období (1987 – 1989), během kterého nebyla zaznamenána žádná expanze na nová stanoviště. V teplotně podprůměrném a srážkově výrazně nadprůměrném období let 1990 až 1994 nastala rapidní expanze druhu *Pinus strobus* v celém prostoru bývalého pole, tedy i v jeho nezastíněných centrálních částech. Výkyvy klimatu tedy mohou hrát při expanzi dřevin do travnatého společenstva velkou roli, zejména v případě limitace růstu dřevin nedostatkem vody. Vliv má také efekt zastínění travinné vegetace přilehlými porosty dřevin (Dovciak, Frelich a Reich 2005).

Weisberg, Lingua a Pillai (2007) studovali vliv geomorfologie terénu na rychlost kolonizace nelesných ploch dřevinami *Pinus monophylla* a *Juniperus osteosperma* v centrální Nevadě na základě leteckých snímků pořízených během třiceti let. Sledovali vliv orientace a sklonu svahu, topografie lokality a nadmořské výšky na rychlost expanze výše zmíněných dřevin.

Rychlost kolonizace je negativně korelována s nadmořskou výškou. Hraje zde roli méně příznivé klima velmi vysokých nadmořských výšek pro růst dřevin. Ve studované oblasti se vyskytovaly polohy kolem 2500 metrů nad mořem. Stejný vliv nadmořské výšky na rychlost sukcese dřevin na opuštěných polích se projevuje i v podmínkách české republiky (Prach 2003). V aridních podmínkách však je trend opačný, kdy směrem od nízkých ke středním, a tedy na srážky bohatším polohám, rychlost kolonizace dřevinami stoupá.

Dále byla sledována rychlost kolonizace nelesných ploch dřevinami na svazích o různém sklonu a expozici. S rostoucím sklonem svahu klesala rychlost kolonizace. S výjimkou horizontálních ploch na vrcholcích kopců, kde byla tato rychlost velmi nízká. Pravděpodobně zde hrála roli malá hloubka půdy, což mělo za následek kompetiční zvýhodnění travin s mělkým kořenovým systémem. Zajímavé je, že na strmých svazích s jihozápadní expozicí, tedy na nejvíce osluněných svazích autoři nezjistili během třiceti let vůbec žádné zvýšení pokryvnosti dřevin. (Weisberg, Lingua a Pillai 2007).

Dzwonko a Loster (2007) zkoumali v oblasti jižního Polska rychlost expanze dřevin na nelesných plochách různého původu. Porovnávali dlouhodobě udržovanou a od počátku experimentu opuštěnou pastvinu, paseku vzniklou na místě řídkého lesa parkovitého typu a paseku po vykáceném hustém kulturním lese. Tyto lokality byly pozorovány po dobu 12 let.

Zatímco na opuštěné pastvině vzrostla pokryvnost dřevin jen nepatrně, na pasekách za stejnou dobu vznikl hustý porost stromů a křovin. Na ploše bývalého řídkého lesa s roztroušenými plochami travinné vegetace dosud persistovaly ostrůvkovité zbytky travinného společenstva, na místě bývalého hustého lesa, bez přítomnosti travin se travnaté plochy nevyskytly.

Pětiletý výzkum (Dzwonko a Loster 1998) potvrzuje, že dynamika expanze dřevin je ovlivněna i přítomností travin v širším okolí jako zdroje semen. V silně zalesněné oblasti je kolonizace experimentálně založených pasek travinami zřetelně pomalejší, než při vykácení malé zalesněné plochy v jinak stepní krajině. Poměr plochy pokryté travinami a dřevinami v krajině tedy významně ovlivňuje do dynamiky sukcese ploch v opuštěné krajině. Ke stejnému závěru dochází i Bisteau a Mahy (2005).

## 5. 2. Dlouhodobá přetrvávání travinných společenstev v opuštěné kulturní krajině

Z předchozí kapitoly vyplývá, že k rapidnímu zvýšení pokryvnosti dřevinného patra dochází během počátečních sukcesních stadií. Ve střední Evropě jsou ovšem známy případy, kdy ani po několik desetiletí trvajících sukcesí nedošlo k výrazné expanzi dřevin na stanovišti, a i když klimaxové stadium pro daný region představuje temperátní les, plocha je pokrytá travinným společenstvem, s malou, nebo žádnou pokryvností dřevinného patra, tato vegetace vykazuje nadále velkou stabilitu ve svém druhovém složení i v poměru plochy pokryté travinami a dřevinami. Dobrým příkladem jsou Doupovské hory.

V těchto případech se tedy jedná o velmi pomalou expanzi dřevin do těchto travinných porostů. Analogii lze hledat v příkladech expanze dřevin do primárně nelesní, například stepní, nebo savanovité krajiny. Dynamika a další vlastnosti expanze dřevin do opuštěné kulturní krajiny a do primárně nelesní krajiny by tak mohly být podobné (Dzwonko a Loster 2007).

Blokovaná sukcese v případě dlouhodobého přetrvávání travinných společenstev v opuštěné krajině je způsobena tvorbou kompaktního trsu travin, který znemožňuje úspěšné zakořenění semenáčků dřevin. Toho jsou schopny některé kompetičně velmi silné traviny s klonálním rozmnožováním, jako například *Calamagrostis epigejos*. Tento druh se v české republice na opuštěných vlhkých a živinami bohatých loukách vyskytuje často masově, tvoří však zpravidla druhově velmi chudá společenstva, pro zachování mnoha ohrožených světlomilných druhů neperspektivní. (Prach a Pyšek 2001). Ve vyšších nadmořských výškách podobně inhibuje růst semenáčků dřevin *Calamagrostis villosa* (Pyšek 1992).

Na bylinné druhy velmi bohatým společenstvem jsou xerothermní trávníky, vyskytující se na velmi suchých a výslunných jižních až jihozápadních svazích pahorkatin. Na rozdíl od předchozího příkladu se jedná o krátkostébelné louky, kde traviny nejsou vůči ostatním bylinám kompetičně tak silné, proto se jedná o druhově nejbohatší společenstva v kulturní krajině. Proto pro zachování biodiverzity heliofilních druhů bylin je přetrvávání takovýchto prvků v opuštěné krajině zřejmě klíčové. Pokles této biodiverzity tedy s největší pravděpodobností souvisí s úbytkem právě těchto stanovišť. A proto se v následující kapitole zaměřím na taková travnatá společenstva, kde limitujícím faktorem pro růst dřevin je dostatek vody.



Pokryvnost dřevin na xerothermních trávnících se zvyšuje plynule, ovšem velice pomalu. Změny jsou patrné až v řádu desetiletí, což činí dlouhodobá pozorování náročná. Nepodařilo se mi vyhledat práci zabývající se dlouhodobou dynamikou expanze dřevin na takovýchto stanovištích. Určitou analogii mohou poskytnout výzkumy invaze dřevin do primárně nelesních travinných společenstev, kde je limitujícím faktorem pro růst dřevin nedostatek vody (viz následující kapitola).

Porost keřů, v nichž dominuje rod *Crataegus* vytváří dlouhodobě stabilní společenstva, s persistující travinnou složkou, která je pro přežití mnohých bylinných druhů v krajině důležitá. V případě vytvoření hustého zápoje je tento stav stabilní cca padesát let. V prostoru Doupovských hor byla zjištěna velmi vysoká diverzita druhů bylin v podrostu hlohu, který se stává dominantou keřového patra zejména na bývalých polích. Díky tvorbě mozaiky plně osluněných a zastíněných míst mohou vedle sebe koexistovat typicky heliofilní a sciofilní druhy bylin (Vojta a Kopecký 2007). Porost hlohu je však vždy dočasný a po senescenci a úhynu jedinců křovin a rozpadu zápoje vždy následuje stádium raného lesa (Prach a Pyšek 2001, Vojta a Kopecký 2007).

Ne všechna dlouhodobě existující travnatá společenstva jsou stejně perspektivní pro dlouhodobé zachování diverzity světlomilných bylin. Louky často s dominancí jednoho, nebo několika málo druhů travin, rostoucí často na vlhkých až podmáčených místech nezarůstají dřevinami z důvodu naprosté kompetiční převahy travin. Tyto louky jsou druhově velmi chudé a nepředstavují vhodná refugia pro heliofilní druhy bylin.

Těmi jsou naopak druhově velmi bohaté xerothermní trávníky, odolávající invazi dřevin, díky kombinaci kompetiční převahy travin a chronického nedostatku vody.

Bohatá na heliofilní druhy mohou být také křoviny, což ale silně závisí na vlastnostech dominantních druhů keřů (viz kapitola 1.5.).

### 5. 3. *Společenstva koexistujících travin a dřevin*

Pro pochopení rovnováhy, která udržuje stabilní, nebo jen pomalu se měnící poměr plochy zarostlé dřevinami a travinami, je důležité znát faktory, které tuto rovnováhu udržují, nebo naopak vychylují (Frost et al. 1986). Přírodní krajiny, ve kterých takováto rovnováha nastává jsou lesostepi a savany. Dále o nich budu hovořit jako o společenstvech savanovitého typu. Tato společenstva jsou charakteristická kodominancí obou výše zmíněných růstových forem rostlin. Kontinuální bylinné patro, s dominancí travin, alternují solitérní, nebo v malých skupinkách rostoucí dřeviny (Frost et al. 1986).

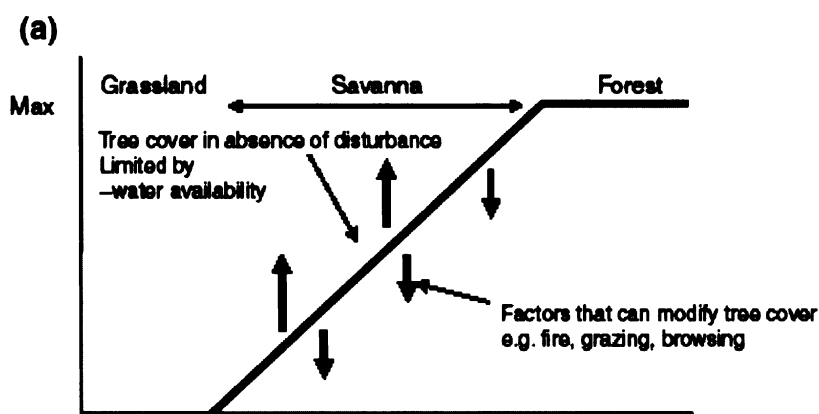
Travné společenstvo je charakteristické tvorbou mělkého, avšak velmi hustého kořenového systému. V případě občasných srážek je tak voda zachycena ve svrchním půdním horizontu a během krátké doby absorbována porostem travin. Dřeviny naopak využívají hlubokých kořenových systémů k dosažení vody hluboko pod povrchem půdy. Stanoviště dobře zásobované podzemní vodou, ale s nedostatkem srážek osídlují převážně dřeviny, zatímco místa bez dostupné podzemní vody, ale s občasnými srážkami pokrývají traviny. Prostorová heterogenita v rozložení zásob podzemní vody a srážek umožňuje vznik mozaiky travinných a dřevinných společenstev, jak ji známe ze savanovité krajiny (Sankaran, Ratnam a Hanan 2004).

V jednotlivých oblastech savanovité krajiny, která je rozmístěna v různých světových regionech, do rovnováhy významně zasahují další faktory, jako je režim požárů, pastva herbivorů a další (Stott 1991). Vliv pastvy přitom může mít pro pokryvnost dřevin různý vliv. V případě zřetelně vyšší konzumace listů travin, než listů dřevin herbivory dochází k posunu rovnováhy směrem ke dřevinám. Herbivoři mohou svým pohybem po lokalitě narušit kompaktní trsy travin, a tak poskytují mikrostanoviště s volnou půdou, kde se semenáčky dřevin mohou uchytit. Naopak okus nízkých, juvenilních jedinců dřevin působí ve prospěch travinné složky (Schlesinger et al. 1990).

Zatímco vliv vody jako limitujícího faktoru pro růst dřevin je obecně platný po celém světě, faktory jako oheň a pastva jsou regionálně velmi specifické (Archer 1994). Například v oblasti přechodu mezi prérií a lesem v Severní Americe hraje nejvýznamnější roli patrně oheň. Snížení frekvence a intenzity požárů v regionu, při srovnatelné intenzitě pastvy tak vedlo k rapidnímu nárůstu plochy lesa během minulého století (Knight et al. 1994, Hoch a Briggs 1999).

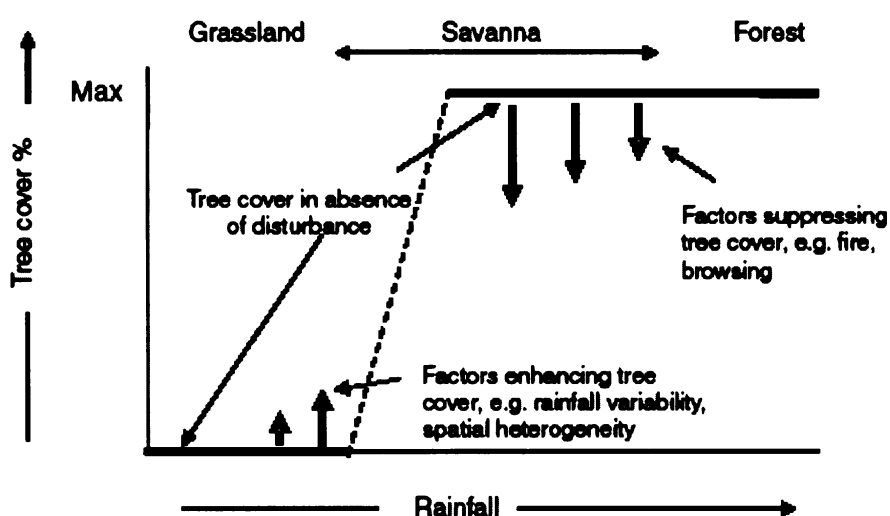
Primárně definuje poměr plochy dřevinného a travinného patra v savanovitém společenstvu množství a forma dostupné vody, existuje však řada regionálně specifických faktorů tento poměr silně ovlivňujících a umožňujících jeho dynamické změny (Pellew 1983, Archer 1989, Jeltsch et al. 2000). Jedná se o výkyvy klimatu, frekvenci, rozsah a intenzitu požárů, působení herbivorů na vegetaci a konečně také vlastnosti konkrétních druhů dřevin, jejich jednotlivých životních stádií (Higgins et al. 2000), a travin přítomných v ekosystému (Bahre a Shelton 1993). Kombinace těchto faktorů může být velmi rozmanitá. Expanze dřevin do savanovité krajiny proto může mít tedy nejrůznější příčiny, a tak dosud neexistuje obecná teorie dynamiky tohoto procesu (Archer 1989, Soulé & Knapp 1999, Van Auken 2000).

V současnosti existují dva přístupy v chápání rovnováhy mezi plochou pokrytou dřevinami a travinami v savanovité krajině. První předpokládá, že tato rovnováha je z principu statická, což znamená, že je možná koexistence obou složek vegetace v podmínkách naprosté absence disturbancí (Ellis a Swift 1988, Illius a O'Connor 1999). Faktory jako oheň nebo pastva aj. tento poměr pouze pozměňují. Model takového systému popisuje Obr. 2.



**Obr. 2.** Model statické rovnováhy při koexistenci dřevinné a travinné složky v savanovité krajině. Vodorovná osa představuje gradient množství srážek, vertikální osa pak celkovou pokryvnost dřevin. Šipky znázorňují vychylování systému z rovnováhy. Převzato z Sankaran, Ratnam a Hanan (2004)

Druhý přístup popisuje krajinu s mozaikou společenstev travin a dřevin jako nestabilní systém, jehož existence je umožněna trvalým působením disturbancí, nebo výkyvům podnebí. Rovnováha udržující tento systém pak musí být nutně dynamická. V případě vyloučení vlivu disturbancí a stabilizace klimatu dojde k extinkci společenstva jedné a naprostému převládnutí druhé složky (Higgins et al. 2000, Sullivan a Rohde 2002). Koexistence dřevin a travin umožněná disturbancemi je znázorněna pomocí **obr. 3**.



**Obr. 3.** Model dynamické rovnováhy umožňující přítomnost dřevinné a travinné složky v ekosystému (přerušovaná linie). Plná čára představuje pokryvnost dřevin v případě vyloučení vlivu disturbancí. Převzato z Sankaran, Ratnam a Hanan (2004)

#### *5. 4. podoba vegetace v opuštěné kulturní krajině v závislosti na historickém hospodářském využití půdy.*

Kulturní krajina středoevropského typu se vyznačuje přítomností tří základních typů obhospodařovaných nelesních ploch. Jedná se o pravidelně oraná pole, kosené louky a pastviny. Dohromady představují naprostou většinu plochy bezlesí.

Plochy luk, polí a pastvin nebyly v krajině zakládány prostorově náhodně, ale vždy sledují ekologické podmínky na daném stanovišti, tak, aby provoz hospodářství byl co nejefektivnější.

Přesto, že je historický způsob hospodaření na lokalitách silně korelován s ekologickými podmínkami prostředí, byla prokázána závislost současné vegetace právě na historickém způsobu hospodaření (Vojta a Kopecký 2007).

Na vlhkých až podmáčených místech, místech byly zakládány louky, udržované občasným kosením. Pastva hospodářských zvířat na nich byla neobvyklá, kvůli vysokému riziku napadení parazitickými hlísty, jejichž larvy se na vlhkých místech vyskytují nejčastěji.

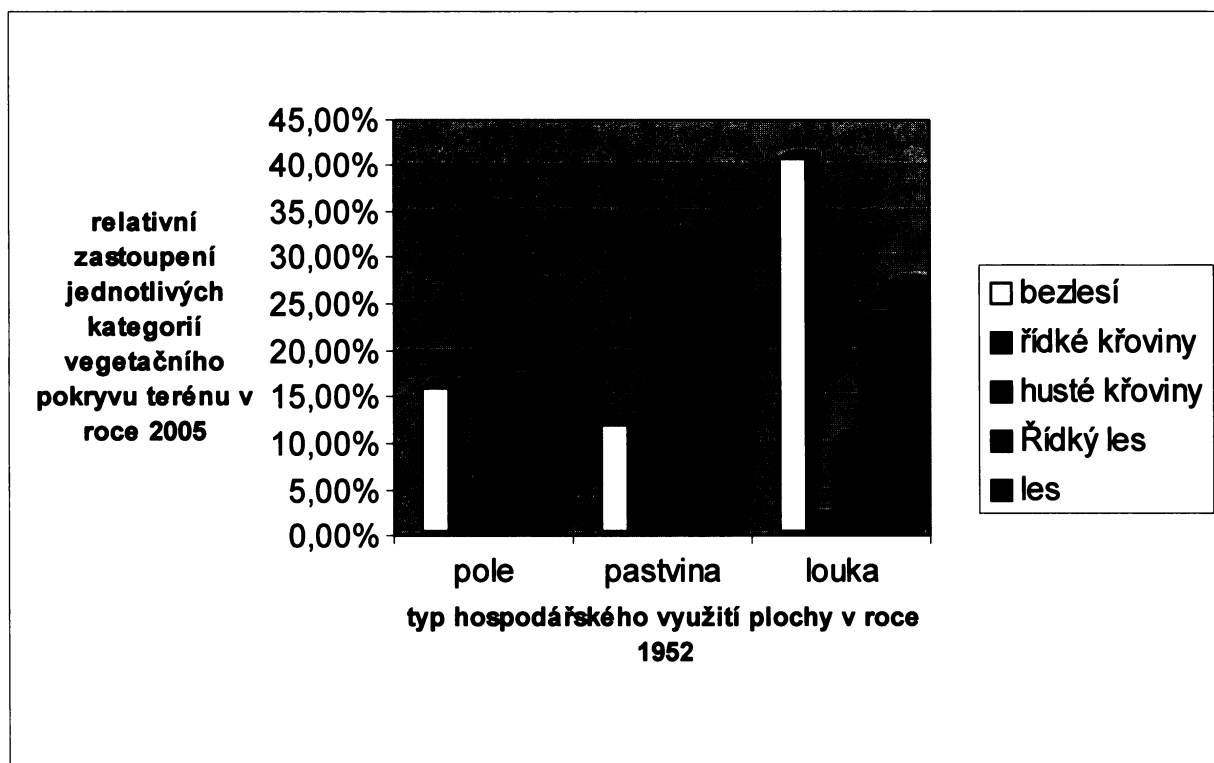
Ve vybrané oblasti v okolí zaniklé obce Tocov v Doupovských horách v roce 1952 tvořily plochy využívané jako louky 10,1% celkové rozlohy oblasti (Brůna 2007). Dnešní míru pokryvnosti (**viz obr. 4**). Více než třetina plochy bývalých luk zůstala bezlesím, podle terénních zkušeností se však často jedná o druhově chudé vysokostébelné louky.

Během několika let občasného kosení vzniká velmi hustý luční porost pokrytý kompaktním trsem. Důležité je, že se na pravidelně kosené ploše nevyskytují žádní jedinci dřevin, po opuštění zde tedy nepůsobí efekt zastínění a facilitace dřevin pro růst semenáčků.

Suchá, neúrodná, nebo více svažité, hůře přístupná místa, zpravidla na stráních a temenech kopců byla využívána jako pastviny. Ty pokrývaly v roce 1952 10,4% celkové plochy ve výše zmíněném sektoru Doupovských hor (Brůna 2007). Na pastvině se ovšem velmi často vyskytují solitérní, nebo v malých skupinkách rostoucí jedinci dřevin. Po ukončení pastvy zde tedy působí intenzivní okrajový efekt těchto dřevin, které poskytují stín a působí jako zdroje semen. Tím zvyšují pravděpodobnost úspěšného uchycení semenáčků dalších dřevin. Na bývalých pastvinách umístěných na nejsušších lokalitách, kde je rychlost expanze dřevin nejnižší, se nachází druhově velmi bohaté xerothermní trávníky (Partel a Zobel 1999, Weibull a Ostman, 2003).

Na rovinných až mírně svažitých, dobře přístupných místech nepříliš vzdálených od vesnice, úživných a vlhkostně mezických byla zakládána pole. Ta byla udržována pravidelnou

orbou. Plocha polí tvořila ve vybraném prostoru v Doupovských horách k roku 1952 66,6% celkové rozlohy. Bezlesí dosud tvoří 15,1 % plochy bývalých polí (Brůna 2007). Po ukončení orby zde neexistoval žádný travinný trs, proto byla pravděpodobnost úspěšného růstu semenáčků dřevin zřejmě vysoká. Typickým terénním pokryvem bývalých sušších polí je hustý porost keře rodu *Crataegus* spp (Vojta a Kopecký 2007). Ten je schopen blokovat sukcesi i na dobu několika desetiletí. V tomto porostu se vyskytují lesní a světlomilné druhy často spolu, což je umožněno tvorbou mozaiky plně osluněných a různě zastíněných míst, která se vytváří na povrchu země pod zápojem křovin.



kategorie vegetačního pokryvu	bezlesí	řídké křoviny	husté křoviny	řídký les	les
pokryvnost dřevinné složky	0% - 5%	5% - 25%	25% - 50%	50% - 75%	75% - 100%

**Obr. 4.** Míra pokryvnosti dřevin v roce 2005 vzhledem k hospodářskému využití půdy v Doupovských horách v roce 1952 (Brůna 2007).

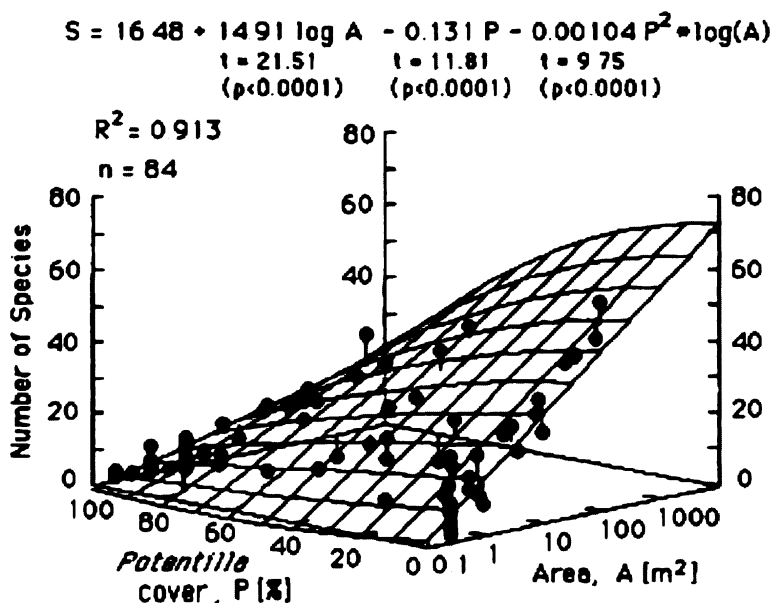
Vliv způsobu hospodaření na určité ploše tedy po dlouhou dobu výrazně ovlivňuje podobu vegetace na stanovišti. Přičemž nejperspektivnější pro zachování travnatých stanovišť s vysokou diverzitou světlomilných druhů se zdají být suchá pole a pastviny.

## 5. 5. Působení dřevin na vegetaci v podrostu

### 5. 5. 1. Vliv na druhovou diverzitu bylin

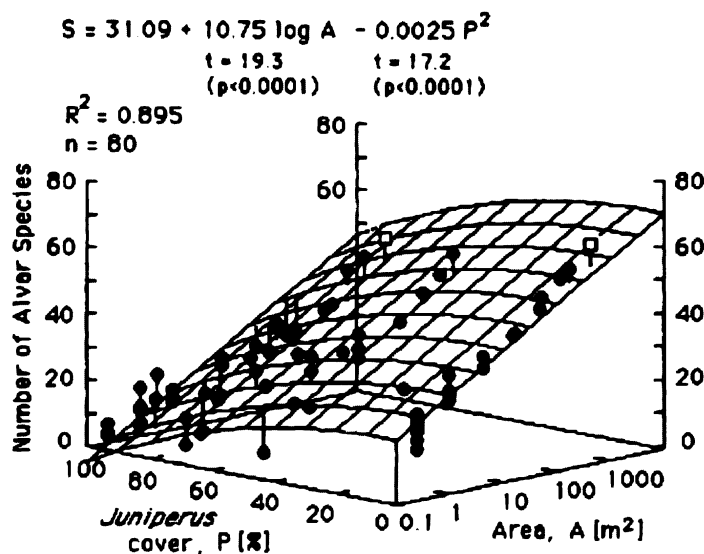
Rejmánek a Rosén (1992) sledovali vliv pokrytí plochy dřevinami na druhovou bohatost bylin v podrostu na alvarech na Švédském ostrově Öland. Byly vybrány dva druhy křovin, které byly nejčastějšími kolonizátory opuštěných pastvin a luk, jednalo se o druhy *Potentilla fruticosa* a *Juniperus communis*. Vliv podílu zarostlé a volné plochy na počet druhů na ní rostoucí byl zkoumán na několika prostorových škálách, od plochy 0.25m<sup>2</sup> do 256 m<sup>2</sup>.

V případě druhu *Potentilla fruticosa* byl zaznamenán prudký pokles druhové početnosti již při nízkých pokryvnostech, a to na všech pozorovaných škálách (viz obr. 5). Na plochách zarostlých z 50% byla druhová diverzita již velmi nízká a nadále se snižovala už jen pozvolna. Nebyly dokonce zaznamenány žádné druhy, které by se při zvyšující se pokryvnosti tohoto keře stávaly častějšími. Pod plně uzavřeným zápojem keře přežívaly pouze druhy *Carex flacca*, *Carex panicea*, *Geum rivale*, *Molinia coerulea*, *Selinum carvifolia* a *Sesleria caerulea*, a to pouze na nejvlhčích lokalitách. Ty se však již většinou nebyly schopné rozmnožovat. Na mezických a xerických lokalitách s plným zápojem druhu *Potentilla fruticosa* se v bylinné vrstvě již žádné druhy nevyskytovaly.



**Obr. 5.** Vliv pokryvnosti druhu *Potentilla fruticosa* na druhovou diverzitu bylin v podrostu. Závislost je na všech škálách negativní. Převzato z Rejmánek a Rosén (1992).

Druh *Juniperus communis* měl na lokalitách, kde expandoval, na druhovou diverzitu bylin zcela jiný vliv (viz obr. 6). Několik druhů bylin reagovalo negativně již na malý nárůst jeho pokryvnosti, mnohem více druhů však na zvyšující se pokryvnost jalovce reagovalo unimodálně s různě distribuovanými vrcholy křivky této závislosti. Některé druhy (*Berberis vulgaris*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Primula veris*, *Veronica officinalis*, *Viola hirta*, *Viola riviniana*), se dokonce na zcela volných pastvinách nevyskytovaly a objevily se až plochách s určitou pokryvností jalovce. Na prostorových škálách decimetrů až metrů byla křivka popisující vztah počtu druhů a pokryvnosti jalovce monotónně klesající, se zvětšujícím se pozorovacím oknem se stávala unimodální. Celková diverzita bylin na stanovišti rostla, až do hodnoty cca. 30% plochy pokryté jalovcem. Několik druhů se dokonce vyskytovalo pod zcela uzavřeným zápojem křovin (*Avenula pratense*, *Carex caryophylla*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Hieracium pilosella*, *Prunella grandiflora*).



**Obr. 6.** Vliv pokryvnosti druhu *Juniperus communis* na druhovou diverzitu bylin v podrostu. Závislost je na malých škálách negativní. Na větších škálách unimodální, s maximální diverzitou bylin na plochách s pokryvem křovin cca. 30%. Převzato z Rejmánek a Rosén (1992).



Je to způsobeno morfologií a ekologickými preferencemi obou keřů. *Potentilla fruticosa* je konkurenčně velmi silný druh, který neponechává žádný prostor pro růst bylin v podrostu. Intenzita osvětlení na povrchu země při jeho 90%ní pokryvnosti je pouze 2,1% – 2,9% intenzity světla dopadajícího na povrch keře, zatímco v případě stejné pokryvnosti *Juniperus communis* se na zemi vytváří mozaika míst s různou intenzitou osvětlení, minimálně však alespoň 5,4% až 6,6%. Což již zřejmě umožňuje růst řady bylin. (Rejmánek a Rosén 1988). *Potentilla fruticosa* kolonizuje primárně drobné terénní vyvýšeniny, zejména stará mraveniště do cca. 30cm výšky. Taková místa mírně vyvýšená nad okolním terénem osídluje vyšší počet druhů, než drobné terénní deprese (Taylor, Aarssen a Loehle 1990). Okolní prostor tento keř kolonizuje až později Proto je zřejmě efekt snížení diverzity bylin na stanovišti silný již při malé pokryvnosti druhu *Potentilla fruticosa* (Rejmánek a Rosén 1992).

Vlastnosti konkrétního druhu keře resp. stromu, který kolonizuje určitou nelesní lokalitu může silně ovlivňovat světelné a jiné podmínky v podrostu a tak umožňovat, nebo neumožňovat vznik druhově bohatého bylinného patra. To je jeden z důvodů, proč lze vývoj bylinného podrostu stanoviště během expanze dřevin jen obtížně obecně predikovat.

### 5. 5. 2. Vliv na funkční skupiny bylin

Z předchozí kapitoly vyplývají potíže při snaze abstrahovat působení keřů na složení bylinného patra, pokud bychom uvažovali vliv konkrétních druhů dřevin. Rovněž nelze generalizovat dopad zvyšující se pokryvnosti dřevin obecně na světlomilné byliny. Výhodnější je hodnotit vliv pokryvnosti keřů na skupiny bylinných druhů s podobnými vlastnostmi. To by mohlo vést k formulaci obecnějších principů vlivu expanze dřevin na druhové složení bylin, platných v různých regionech s různými lokálními soubory druhů (Noble et al. 1996, Roberts 1996, Campbell et al. 1999).

Právě takový výzkum byl prováděn na polopřirozených loukách v jižním Švédsku (Pihlgren a Lennartsson 2008). Tito autoři rozdělili všechny přítomné druhy bylin do skupin podle jejich morfologických nebo reprodukčních vlastností. Sledovali potom výskyt jednotlivých skupin v transektech vzhledem k vzdálenosti od porostu nejbližších keřů, většinou druhu *Rosa Dumalis*.

Celkový počet druhů lučních bylin nijak nekoreloval se vzdáleností od nejbližšího keřového porostu. Podle studované lokality 8% až 26% procent druhů bylin vykazuje negativní vztah k blízkosti keřů a 14% - 30% druhů vztah pozitivní. Závislost hustoty semenáčků bylin na vzdálenosti od keře je unimodální s maximem ve vzdálenosti 60 až 90 centimetrů od keře, v tomto smyslu byla však prokázána velká variabilita mezi jednotlivými druhy bylin. Příliš blízko keře je zřejmě vrstva hrabanky moc silná pro úspěšné uchycení semenáčku, a naopak ve velké vzdálenosti od keře brání zakořenění semenáčku kompaktní trs travin.

Nejvýraznější posun však autoři zaznamenali v morfologických vlastnostech rostlin v různých vzdálenostech od keřů. Nižší bylinné druhy a ty s přízemní růžicí listů rostly hojněji ve větších vzdálenostech od keřů. Pravděpodobně jsou odolnější vůči pastvě herbivorů, kteří pro pastvu přirozeně vyhledávají místa méně zarostlá keři. Naopak v blízkosti keř rostou vyšší byliny, nebo ty s rovnoměrným rozmístěním listů na stonku. Tyto jsou totiž konkurenčně silnější v kompetici o světlo, ovšem v podmínkách s nízkým nebo žádným okusem herbivory.

Byly tedy rozlišeny dvě zóny s plynulým přechodem mezi nimi. Místa s menší pokryvností dřevin a s bylinami vesměs malého vzrůstu, odolnými vůči okusu herbivory, nebo tolerující vyschnutí a lokality s větší pokryvností dřevin a kompetičně silnějšími

bylinami vyššího vzrůstu, citlivými vůči okusu, nebo vysýchání (Pihlgren a Lennartsson 2008).

Dzwonko a Loster (2007) zjišťují během zarůstání lokality dřevinami rapidní úbytek druhů bylin s přízemní růžicí listů. Naopak se zvyšuje počet druhů bylin s rovnoměrně rozmístěnými listy na lodyze. Bylo také zaznamenáno zvýšení počtu druhů s velkými (nad  $10\text{cm}^2$ ) a středními ( $1 - 10\text{cm}^2$ ) listy, na úkor druhů bylin s listy malými (méně než  $1\text{cm}^2$ ).

Výsledky tohoto výzkumu, který byl založen na časových změnách vegetace korespondují s předchozí studií, zabývající se změny v prostoru

V dalších výzkumech měly nejsilnější pozitivní vztah k blízkosti keřů traviny velmi citlivé vůči okusu: *Anthoxanthum odoratum* (Hansson a Fogelfors, 2000) *Campanula persicifolia* (Svensson a Glimskar, 1990; Wahlman a Milberg, 2002) a *Deschampsia flexuosa* (Wahlman a Milberg, 2002)

## **6. Praktická část**

### **6. 1. Cíle**

V praktické části své bakalářské práce jsem chtěl zjistit gradienty ve vegetaci, které mohou souviset s pokryvností keřů a stromů, rostoucích přímo na místě zkoumané vegetace, nebo v různě velkém okolí (kruhy s poloměrem 5, 10 a 15 metrů). Hledal jsem tedy závislost mezi podílem plochy pokryté dřevinami v těchto kruzích, resp. přímo ve fytoocenologickém snímku a druhovým složením vegetace. Na základě výsledků této analýzy jsem chtěl navrhnout způsob sběru dat pro mou diplomovou práci.

Měl jsem k dispozici pouze 47 použitelných fytoocenologických snímků. Pochopitelně jsem neočekával hodnotné výsledky z analýzy založené na tak malém souboru dat, sbíraných navíc pro jiné účely (jen velmi málo snímků bylo pořízeno v bezprostřední blízkosti keřů). Přesto analýza poskytla určité informace, a proto jsem se rozhodl ji do své bakalářské práce zahrnout.

### **6. 2. Metodika**

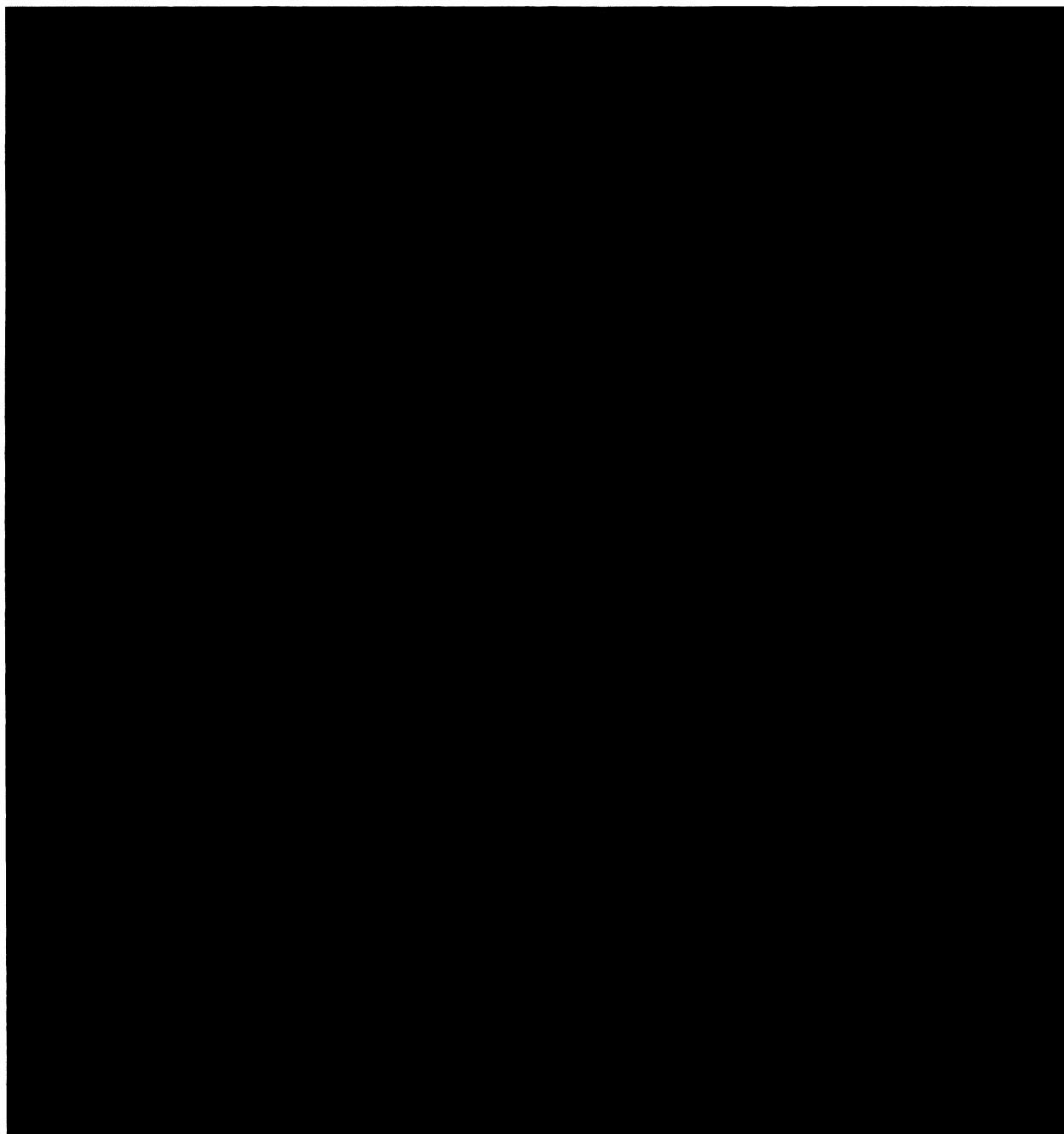
#### **6. 2. 1. Použitá data**

Použil jsem soubor 47 fytoocenologických snímků luční vegetace o rozměrech 5x5 metrů provedených Mgr. Jaroslavem Vojtou v západní části Doupovských hor. V těchto snímcích byla zaznamenáno druhové složení, odhadnutá pokryvnost jednotlivých druhů bylin a odhadnutá celková pokryvnost keřového patra.

Dále jsem měl k dispozici letecké snímky studované oblasti pořízené roku 2005 s rozlišením 0,5 x 0,5 metrů. Pro malou část této oblasti nebyly letecké snímky s tímto rozlišením dostupné, a proto jsem použil satelitních snímků z mapového serveru CENIA (<http://geoportal.cenia.cz>) s menším, přesto však postačujícím rozlišením (1 × 1 m).

### *6. 2. 1. Část práce v aplikaci ArcMap*

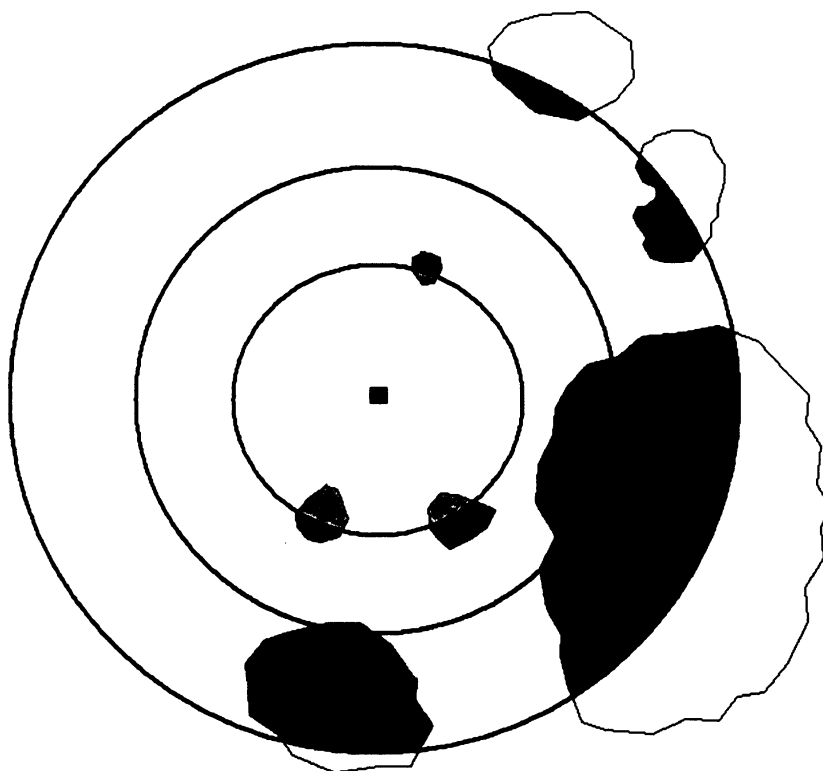
Pro výpočet plochy pokryté dřevinami v okolí každého fytoecnologického snímku bylo zapotřebí identifikovat jedince, případně souvislý porost dřevin. Plochu pokrytou dřevinami v okruhu 35 metrů od středu fytoecnologického snímku jsem pomocí programu ArcMap vyznačil polygony (**viz obr. 7**).



**Obr. 7.** Červené polygony představují plochy pokryté dřevinami. Jedince křovin malých rozměrů jsem zanedbal.

Pomocí funkce buffer jsem stanovil kruhy, se středem ve středu každého fytoecologického snímku, o poloměrech 5, 10 a 15 metrů (viz obr. 8). Pro každý z těchto kruhů jsem vypočítal poměr: plocha polygonu znázorňující porost dřevin / plocha celého kruhu.

Tak jsem zjistil, do jaké míry je okolí fytoecologického snímku porostlé dřevinami.



**Obr. 8.** Příklad vytvoření vrstvy v programu Arcmap. Červený čtvereček představuje střed fytoecologického snímku. Červené kružnice znázorňují hranice jednotlivých kruhů o poloměrech 5, 10 a 15 metrů. Zelené plochy s různým odstínem jsou polygony překrývající plochu pokrytou dřevinami na leteckém snímku. Plochy žluté barvy pokrývají luční vegetaci na leteckém snímku.

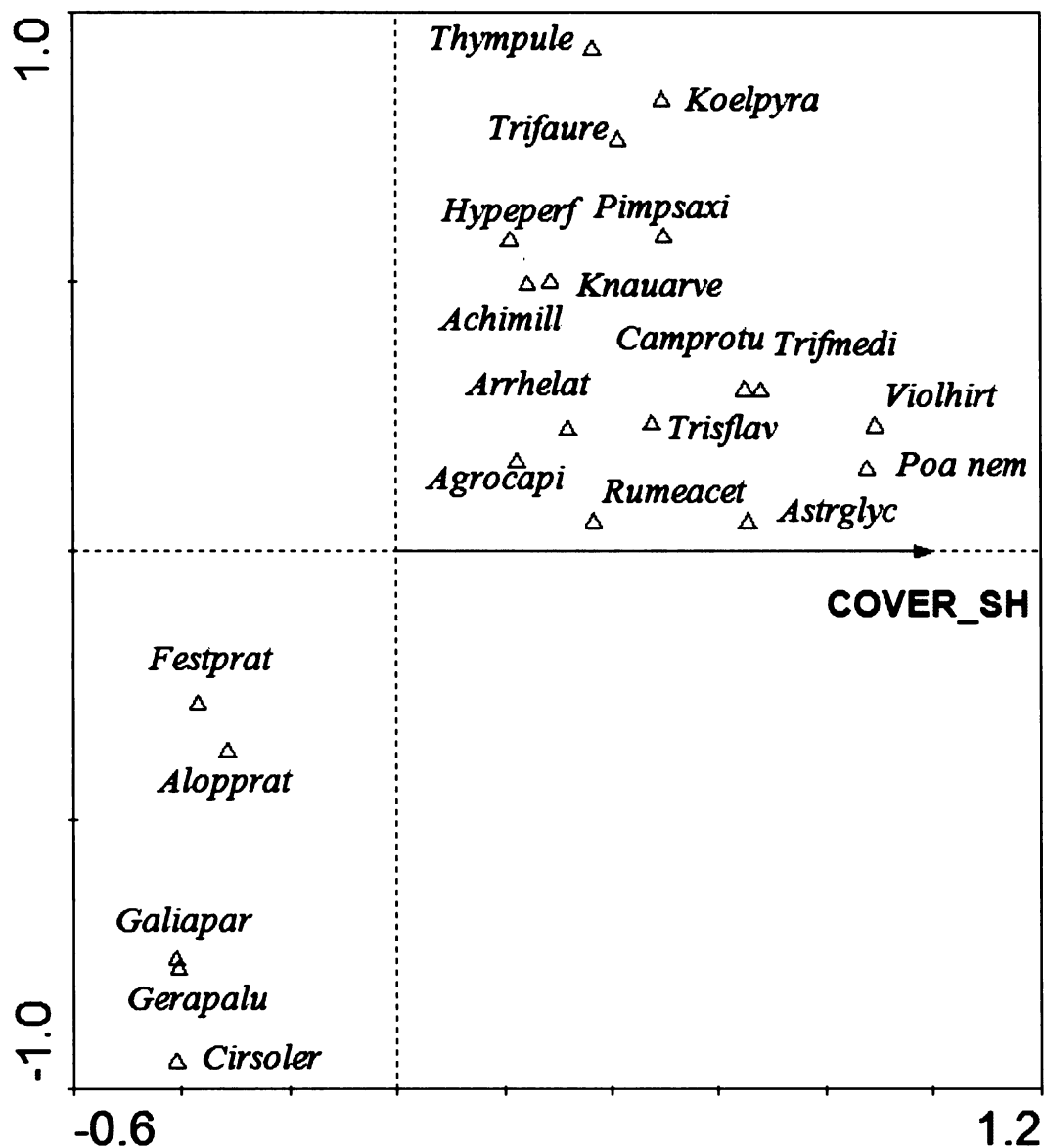
### 6. 2. 3. *Analýza CCA (Canonical correspondence analysis)*

V programu CANOCO jsem potom zjišťoval závislost druhového složení vegetace snímku na ploše pokryté dřevinami ve výše uvedených kruzích a hodnotu pokryvnosti křovin, stanovenou v terénu přímo ve fytoocenologickém snímku.

Aby nedocházelo k důkazu kruhem, vymazal jsem záznamy druhů keřů ze snímku. Data o pokryvnosti byla odmocninově transformována, v CCA analýze byla snížena váha vzácných druhů, proměnné byly testovány Monte-Carlo permutačním testem (499 permutací) na hladině významnosti  $p=0.05$ . Nejlépe vysvětlující proměnné byly vybrány pomocí forward selection.

### 6. 3. *Výsledky*

Statistická analýza neprokázala žádný vliv plochy pokryté dřevinami v žádném kruhu okolo snímků. Tento výsledek jsem však vzhledem k nerelevantním datům očekával. Prokázala se však závislost mezi druhovým složením vegetace ve fyto. snímcích na pokryvnosti jejich keřového patra (**viz obr. 9**). Tento faktor vysvětluje 3,5 % celkové variability, při P-hodnotě 0.0340. Největší afinitu ke křovinám vykazují typicky lemové druhy jako *Viola hirta*, *Trifolium medium* a *Astragalus glycyphyllos*). Ze suchomilných druhů se plochám s křovinami vyhýbají *Thymus pulegioides* a *Koeleria pyramidata*. Zcela na opačném konci gradientu pak stojí vlhkomilnější luční druhy (*Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*).



**Obr. 9.** Horizontální osa představuje gradient pokryvnosti keřového patra na ploše fytoecologického snímku. Největší vliv na vegetaci má jiný gradient, který se v grafu nachází na vertikální ose.



Je zjevné, že daleko větší vliv na bylinné patro než pokrývnost křovin má jiný gradient, který se v grafu nachází na vertikální ose. Jedná se pravděpodobně o vlhkost stanoviště. Na jednom konci pravděpodobného vlhkostního gradientu je *Thymus pulegioides*, častá rostlina xerothermních trávníků, na druhém konci *Cirsium oleraceum*, vyskytující se na podmáčených loukách. Zároveň není gradient vlhkosti úplně separován od vlivu křovin. Jedná se pravděpodobně o důsledek toho, že sukcese je nejrychlejší na střední části vlhkostního gradientu (viz literární rešerše). V terénu lze pak pozorovat, že mezická stanoviště jsou již téměř úplně zarostlá dřevinami zatímco na obou extrémech zůstávají nezalesněné plošky. Vlhká místa jsou přitom téměř výhradně bez dřevin v důsledku konkurence trav, zatímco na sušších místech lze nalézt gradient zarostlosti.

#### 6. 4. Závěr praktické části

Podle očekávání jsem neprokázal závislost druhového složení vegetace na ploše pokryté dřevinným patrem v okolí fytocenologických snímků. To může být způsobeno nedostatečným počtem snímků pro takovéto analýzy, nebo faktem, že druhové složení vegetace nereaguje na měnící se pokrývnost dřevin v širokém okolí. Přesto výsledky analýzy poskytují určité informace.

Na grafu z programu Canodraw je patrný náznak existence dvou typů lučních společenstev v Doupovských horách. Prvním je společenstvo podmáčené vysokostébelné louky zcela bez přítomnosti dřevin, jehož gradient je v grafu patrný směrem do levého dolního rohu. Druhým je společenstvo mezického až xerického trávníku v pravé horní části grafu.

## 7. Diskuse

Rovnováha mezi travinnou a dřevinnou složkou společenstev, ve kterých se vyskytují četné druhy heliofilních bylin je určována celou řadou faktorů . Proto není dosud možné formulovat teorii sukcese vegetace v krajinném měřítku s obecnou platností (Frost et al. 1986). V případě predikce vývoje diverzity heliofilních druhů bylin je třeba přistupovat ke každé oblasti individuálně. I v oblastech stejného makroklimatu, vzhledem k rozdílné geomorfologii, historii hospodářského využití půdy a dalších faktorů, může docházet ke zcela rozdílnému vývoji vegetace. Vliv fluktuací klimatu vnáší do problému i určitou náhodnou složku, kdy krátkodobý, několikaletý, výkyv klimatu posune rovnováhu mezi dřevinami a travinami ve společenstvu v počátečních, a tedy nejvíce rozhodujících letech po opuštění, čímž může ovlivnit tuto rovnováhu na několik desetiletí dopředu (Dovciak, Frelich a Reich 2005).

Existence dlouhodobě přetrvávajících travnatých společenstev, nebo řídkých křovin, v oblasti má v podmínkách střední Evropy dvě příčiny. První je inhibice růstu dřevin v ekologicky nepříznivých podmínkách, zejména se jedná o velmi suchá stanoviště, nebo lokality s příliš mělkou půdou. Druhá je blokáce sukcese dominantním druhem traviny i v místech dostatečně vlhkých, živinami bohatých (Prach 2003). Lokality s převahou prvního zmíněného typu inhibice růstu dřevin jsou však druhově bohatší, proto v horizontu několika desítek let po ukončení hospodářské činnosti v krajině jsou nejdůležitějšími společenstvy pro uchování druhové rozmanitosti světlomilných druhů suché trávníky nacházející se na nejsušších svazích, a keřové porosty hlohu, vznikající typicky na opuštěných polích.

Na změny prostředí, způsobené lokální expanzí dřevin, nereaguje vegetace jako celek, ale jednotlivé rostlinné druhy je čtou individuálně (Rejmánek a Rosén 1992). Pro některé druhy mohou být křoviny např. silnějšími kompetitory o světlo, jiným mohou poskytovat např. úkryt před herbivory. Zvýšení pokryvnosti křovin na lokalitě tedy může do určité míry pozitivně ovlivňovat výskyt řady heliofilních druhů bylin, jedná se však o druhově velmi specifický efekt. (Callaway et al. 2000; Rebollo et al. 2002; Rousset a Lepart, 2003). Roztroušené křoviny tak mohou svou přítomností do určité míry přispět ke zvýšení heterogenity stanoviště a tím ke zvýšení diverzity travinných společenstev, ale i hmyzu, ptáků aj. (Soderstrom et al. 2001; Lindborg a Eriksson 2004).

Je zřetelný efekt zvýšení diverzity bylinných druhů při určitém zvýšení pokryvnosti některých druhů keřů. V těsné blízkosti keřů se mohou vyskytovat takové bylinné druhy, které se na zcela otevřené travnaté ploše nevyskytují. Řídké porosty některých druhů křovin, díky zvýšení  $\beta$ -diverzity tak představují vhodný biotop pro řadu morfologicky odlišných typů bylin (Rejmánek a Rosén 1992). Čím diverzifikovanější terén opuštěná krajina obsahuje, zejména a čím pestřejší byla mozaika různě obhospodařovaných zemědělských ploch, tím poskytuje více prostoru pro vznik a dlouhodobá přetrvávání travnatých společenstev, která představují biotop pro řadu vzácných a ohrožených druhů bylin.

## 8. Závěr

V podmínkách České republiky je v dosaženo konce sekundární sukcese, tedy klimaxového stadia po několika desetiletích až stoletích. Proto je největším problémem při studiu vývoje pozdních sukcesních stádií velmi pomalá změna ve vegetaci zapříčiněná sukcesí, která se dá jen obtížně odlišit od fluktuací ve složení vegetace (Kahmen a Poschlod 2004).

Otázkou zatím zůstává doba životnosti travnatých ploch v opuštěné krajině. Zvyšování pokryvnosti dřevin, je na těchto lokalitách extrémně pomalé, přesto zaznamatelné (Dzwonko a Loster 2007). Není proto dosud jasné, zda jsou v opuštěné kulturní krajině schopna travnatá společenstva trvalé existence, nebo zda se v krajině vytvoří po mnoha dekadách souvislý porost lesa a dojde k lokální extinkci heliofilních druhů.

Je možné, že dlouhodobě persistovat v opuštěné krajině mohou pouze travnatá společenstva, bez přítomnosti jedinců dřevin, jako jsou již výše zmíněné podmáčené vysokostébelné louky.

Zajímavá situace může nastávat u xerothermních trávníků. Přestože zde nezaznamenáme žádné zvýšení pokryvnosti dřevin, neznamená to nutně možnost časově neomezené existence tohoto společenstva. Dřeviny mohou totiž expandovat skokově, právě v obdobích příznivého výkyvu klimatu, který se může ovšem vyskytovat zcela náhodně. Suché trávníky, zdánlivě odolávající dřevinám, tedy mohou skrytě směřovat ke klimaxovému stadiu – lesu.

Není rovněž dosud jasné, zda je na nejprůhodnějších lokalitách možná kontinuální existence společenstev obsahující travinnou i dřevinnou složku, tak jak je známe z lesostepní krajiny.

Důležitou, avšak podle mého názoru obtížně řešitelnou zůstává otázka: Jsou travnatá, nebo keřová společenstva existovat v opuštěné krajině bez zásahu člověka dlouhodobě, ale časově omezeně, či trvale ?

Výborným objektem studia všech těchto otázek představuje území Vojenského újezdu Hradiště v Doupovských horách. Jedná se o opuštěnou kulturní krajinu, s úzkým časovým rozmezím, kdy došlo k ukončení hospodářské činnosti v celé krajině. Proto lze určit počátek sekundární sukcese na obhospodařovaných plochách relativně s velkou přesností. Území má geologicky jednotnou stavbu a je geomorfologicky poměrně pestré, navíc bylo v minulosti tvořeno mozaikou ploch s různými typy hospodaření. To vytváří velmi diverzifikované prostředí, ve kterém se sukcese ubírá mnoha směry.

Toho využiji ve své diplomové práci, ve které se budu zabývat výskytem funkčních skupin heliofilních druhů bylin na plochách s různým pokrytím dřevin. Do své práce zahrnu i detailnější sledování vybraných vzácných a ohrožených druhů bylin vázaných na xerothermní trávníky, u kterých se pokusím o predikci jejich dalšího vývoje. Vysokostébelnými podmáčenými loukami, které představují další typ bezlesí v prostoru Doupovských hor se kvůli jejich nízké diverzitě heliofilních rostlin nebudu zabývat.

Cílem mé navazující diplomové práce bude přispět k pochopení změn během ve vegetaci pozdních sukcesních stádií na krajinné škále, které mohou ovlivňovat diverzitu heliofilních druhů bylin, a pokusit se predikovat možnosti přežití vybraných druhů v prostoru Doupovských hor.

## 9. Seznam použité literatury

- ARCHER. S. et al. (1988) Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*. 58, 11 1-127
- ARCHER S. (1989). Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *Am. Nat.*, 134, 545–561.
- AUSTAD I. a LOSVIK M.H. (1998) Changes in species composition following field and tree layer restoration and management in a wooded hay meadow. *Nordic Journal of Botany*, 18, 641–662.
- BERLOW, E.L. et al. (2002) Shrub expansion in montane meadows: the interaction of local-scale disturbance and site aridity. *Ecological Applications*. 12, 1103-1 118.
- BISTEAU E. a MAHY G. (2005). Vegetation and seed bank in a calcareous grassland restored from a *Pinus* forest. *Appl. Veg. Sci.* 8: 167-174.
- BRAGG T.B. a HULBERT L.C. (1976) Woody plant invasion of unburned Kansas bluestem prairie. *Journal of Range Management*, 29, 19 -24.
- BUNCE R.G.H. a HALLAM C.J. (1993). The ecological significance of linear features in agricultural landscapes in Britain. In: Bunce R.G.H., Ryszkowski L. and Paoletti M.G. (eds), *Landscape Ecology and Agroecosystems*. Lewis Publishers, Boca Raton, pp. 11–19.
- CALLAWAY R.M. et al. (2000) Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos*, 89, 275–282.
- CAMPBELL B.D., STAFFORD SMITH D.M. a ASH A.J. (1999). A rule-based model for the functional analysis of vegetation change in Australasian grasslands. *J. Veg. Sci.* 10: 723-730.
- DOLEK M. a GEYER A. (2002). Conserving biodiversity on calcareous grasslands in the Franconian Jura by grazing: a comprehensive approach. *Biol. Conserv.* 104: 351-360.
- DOLLE a SCHMIDT (2007) Changes in plant species diversity during thirty-six years of undisturbed old-field succession Source: ALLGEMEINE FORST UND JAGDZEITUNG Volume: 178 Issue: 11-12 Pages: 225-232 Published: NOV-DEC 2007
- DOVCIAK M. , FRELICH L. E. a REICH P. (2005) Pathways in old-field succession to white pine: Seed rain, shade, and climate effects. *ECOLOGICAL MONOGRAPHS* vol. 75, issue 3, 363 – 378

- DZWONKO Z. a LOSTER S. (1998). Dynamics of species richness and composition in a limestone grassland restored after tree cutting. *J. Veg. Sci.* 9: 387-394.
- DZWONKO a LOSTER (2007) functional analysis of vegetation dynamics in abandoned and restored limestone grassland *Journal of Vegetation Science* 18: 203 – 212 © IAVS; Opulus Press Uppsala.
- EL BANA F. et al. (2002) Microenvironmental and vegetational heterogeneity induced by phytogenic nebkhas in an arid coastal ecosystem. *Plant and Soil*, 247, 283–293.
- ELLIS J.E. a SWIFT D.M. (1988). Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *J. Range. Manage.*, 41, 450–459.
- GLENN-LEWIN D.C. a VAN DER MAAREL E. (1992) Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (eds.) *Plant succession: theory and prediction*, pp. 11-59. Chapman & Hall, London, UK.
- HANSSON M. a FOGELFORS H. (2000) Management of a semi-natural grassland: results from a 15-year-old experiment in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 11, 31–38.
- HASTWELL G. T. a FACELLI J. M. (2003) Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a Chenopod Shrub. *The Journal of Ecology*, Vol. 91, No. 6. pp. 941-950.
- HIGGINS S.I., BOND W.J. a TROLLOPE W.S.W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *J. Ecol.*, 88, 213–229.
- HOCH G.A. a BRIGGS J.M. (1999). Expansion of eastern red cedar in the northern Flint Hills, Kansas. In: Springer, J.T. (ed.) *Proceedings of the 16th North American Prairie Conference*, pp. 9-15. University of Nebraska, Kearney, NE, US.
- HOUSE J. (2003). Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *J. Biogeogr.*, 30, 1763– 1777.
- ILLIUS A.W. a O’CONNOR T.G. (1999). On the relevance of nonequilibrium concepts to arid and semiarid grazing systems. *Ecol. Appl.*, 9, 798–813.
- JELTSCH F. (2000). Ecological buffering mechanisms in savannas: a unifying theory of long-term treegrass coexistence. *Plant Ecol.*, 161, 161–171.
- JOHNSON D. D. a MILLER R. F. 2006. Structure and development of expanding western juniper woodlands as influenced by two topographic variables. *Forest Ecology and Management* 229:7–15

- KAHMEN a POSCHLOD (2004). Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years *Journal of Vegetation Science*. Vol. 15, no. 1, pp.21-32. Feb 2004.
- KNIGHT C.L., BRIGGS J.M. a NELLIS M.D. (1994). Expansion of gallery forest on Konza Prairie Research Natural Area, Kansas, USA. *Landscape Ecol.* 9: 117-125.
- MILES, J. (1987). Vegetation succession: past and present perceptions. In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J.(eds.) *Colonization, succession and stability*, pp. 1-29. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- MORO M.J. et al. (1997) Mechanisms of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography*, 20, 175–184.
- MORTIMER S. R., HOLLIER J. A. a BROWN V. K. (1998). Interactions between plant and insect diversity in the restoration of lowland calcareous grasslands in southern Britain. *Appl. Veg. Sci.* 1: 101-114.
- NOBLE I. a GITAY, H. (1996). A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *J. Veg. Sci.* 7: 329-336.
- PARTEL M. a ZOBEL M. (1999) Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography*, 2, 153–159.
- PELLEW R.A. (1983). The giraffe and its food resource in the Serengeti. I. Composition, biomass and production of available browse. *Afr. J. Ecol.*, 21, 241–267.
- PERROW, M.R. a DAVY, A.J. (eds.) 2002. Handbook of ecological restoration. Vol. 2: Restoration in practice, pp. 466- 485. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- PRACH K.(2003) Spontaneous succession in Central-European man-made habitats: What information can be used in restoration practice? *Applied Vegetation Science* 6: 125-129, 2003© IAVS; Opulus Press Uppsala.
- PRACH a PYŠEK (2007) Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central European man-made habitats *Journal of Vegetation Science* 18: 701-710, 2007© IAVS; Opulus Press Uppsala
- PYŠEK P. (1992). Dominant species exchange during succession in reclaimed habitats: a case study from areas deforested due to air pollution. *For. Ecol. Manage.* 54: 27–44.
- REBOLLO S. et al. (2002) The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos*, 98, 53–64.
- REJMÁNEK M. a ROSÉN (1992) E.Cycles of Heterogeneity during Succession: A Premature Generalization? *Ecology*, Vol. 73, No. 6. (Dec., 1992), pp. 2329-2331.

- ROBERTS D.W. 1996. Modelling forest dynamics with vital attributes and fuzzy system theory. *Ecol. Model.* 90: 161-173.
- ROGERS W. E. a SIEMANN E. (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *The Journal of Ecology*, Vol. 91, No. 6. (Dec., 2003), pp. 923-931.
- ROUSSET O. and LEPART J. (2003) Neighbourhood effects on the risk of an unpalatable plant being grazed. *Plant Ecology*, 165, 197–206.
- SCHLESINGER W. H. et al. (1990) Biological feedbacks in global desertification *Science* 247 :1043 - 1048
- SCHOLES R.J. a ARCHER S.R. (1997). Tree–grass interactions in savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28, 517–544.
- SIEMANN E. a ROGERS W. (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands Department of Ecology and Evolutionary Biology, Rice University Houston, TX 77005, USA
- STANNERS D. a BORDEAU P. (1995) Europe's environment. The Dobris assessment. Copenhagen, Denmark: European Environment Agency.
- SULLIVAN S. a ROHDE R. (2002). On non-equilibrium in arid and semi-arid grazing systems. *J. Biogeogr.*, 29, 1595–1618.
- SVENSSON R. a GLIMSKAR A. (1990) Vegetation changes following fertilization and changed management. Department of Ecology and Environmental Research, SLU, Report No 38. Uppsala, Sweden
- TILMAN, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58,3-15. *Journal of Ecology* 2003 91,923-931 02003 British Ecological Society
- VOJTA J. a KOPECKÝ M. (2006) Vegetace sekundárních lesů a křovin Doupovských Hor *Zprávy Čes. Bot. Společ., Praha, 41, Mater. 21: 209–225*
- VOJTA J. a KOPECKÝ M. (2007)Relative importance of historical and natural factors influencing vegetation of secondary forests in abandoned villages *Preslia* 79: 223–244
- WAHLMAN H. a MILBERG P. (2002) Management of semi-natural grassland vegetation: evaluation of a longterm experiment in southern Sweden. *Annales Botanici Fennici*, 39, 159–166.



- WALLIS DE VRIES M.F., POSCHLOD P. a WILLEMS J.H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biol. Conserv.* 104: 265-273.
- WEIBULL A.C. a OSTMAN O. (2003) Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology*, 4, 349–361.
- WEISBERG P. J. , LINGUA E. a PILLAI R. B. (2007) Spatial Patterns of Pinyon–Juniper Woodland Expansion in Central Nevada. *Rangeland Ecol Manage* 60:115–124 | March 2007
- WILSON S.D. (1998) Competition between grasses and woody plants. *Population Biology of Grasses* (ed. G. Cheplick), pp. 231-254. Cambridge University Press, Cambridge

## 10. Použitý software

ArcGIS 9.2.:

ArcMap

ArcCatalog

Canocco for Windows

Canodraw

