

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta
Ústav pro životní prostředí

Ekologie a ochrana prostředí
Ochrana životního prostředí



VLIV KŘOVIN NA UCHYCOVÁNÍ DŘEVIN V PASTEVNÍ KRAJINĚ

THE EFFECT OF SHRUBS ON ESTABLISHMENT OF WOODY PLANT SPECIES IN
GRAZED LANDSCAPE

Bakalářská práce

Zpracoval: Pavel Wiesner

Školitel: Mgr. Jaroslav Vojta, Ph.D.

Srpen, 2012

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci zpracoval samostatně pod vedením školitele a pouze s pomocí uvedené odborné literatury. Také prohlašuji, že předložená tištěná verze bakalářské práce se shoduje s elektronickou verzí vloženou do SIS.

V Praze, dne

Poděkování:

Na tomto místě bych rád vyjádřil vřelý dík všem, kteří mi byli nějak nápomocni při psaní bakalářské práce. Především školiteli Jaroslavu Vojtovi a konzultantovi Pavlu Kovářovi za cenné rady a připomínky, dále Alešovi Fílovi a Vandě Podroužkové za jazykovou korekturu a v neposlední řadě své přítelkyni, přátelům a rodině za trpělivou podporu. Děkuji.

Obsah

1. ÚVOD	7
2. PASTVA OBECNĚ	7
2.1 CHARAKTERISTIKA PASTVIN	7
2.2 PASTEVNÍ SYSTÉMY	8
2.3 PASTEVNÍ CHARAKTERISTIKY NEJČASTĚJI PASENÝCH BÝLOŽRAVCŮ	10
3. VLIV PASTVY NA STRUKTURU VEGETACE	11
3.1 OBECNÉ PRINCIPY VLIVU PASTVY NA STRUKTURU VEGETACE	11
3.2 KONKRÉTNÍ MECHANISMY VLIVU PASTVY NA STRUKTURU VEGETACE	12
3.2.1 Zoochorie	13
3.2.2 Sešlap	13
3.2.3 Vytrhování rostlin	14
3.2.4 Eutrofizace výkaly	14
3.2.5 Pastevní selektivita	15
4. VZTAH PROSTOROVÉ DISTRIBUCE PASTVY A PROSTOROVÉ HETEROGENITY VEGETACE	16
4.1 PROSTOROVÁ DISTRIBUCE PASTEVNÍHO TLAKU	16
4.2 PROSTOROVÁ HETEROGENITA VEGETACE A JEJÍ VZTAH K PROSTOROVÉ DISTRIBUCI PASTVY	18
5. UCHYCOVÁNÍ DŘEVIN V PASTEVNÍ KRAJINĚ - KLÍČOVÁ ROLE KŘOVIN	19
5.1 FACILITACE - ASOCIAČNÍ REZISTENCE	19
5.2 CYKLICKÁ SUKCESE	22
5.3 UCHYCOVÁNÍ A ŠÍŘENÍ KŘOVIN V PASTEVNÍ KRAJINĚ	24
5.4 VLIV OCHRANNÝCH STRUKTUR NA KVALITU STANOVIŠTĚ A NA MIKROKLIMA	26
5.5 NEGATIVNÍ VLIV KŘOVIN NA SEMENÁČKY - PODZEMNÍ A NADZEMNÍ KOMPETICE MEZI MLADÝMI STROMKY A KŘOVINAMI.....	27
6. NAVAZUJÍCÍ DIPLOMOVÁ PRÁCE	28
6.1 DESIGN POKUSU	28
7. ZÁVĚR	30
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY:	31

Abstrakt

Má bakalářská práce se zabývá mechanismy ovlivňujícími uchycování a růst dřevin pod pastevním tlakem převážně v oblasti mírného klimatického pásu. Na základě rešerše literárních zdrojů určuje a vysvětluje jednotlivé mechanismy a snaží se je spojit do uceleného pohledu na problematiku reprodukce, šíření a udržování dřevin v pastevní krajině. Obecně pastva ovlivňuje přirozený průběh sukcese a za určitých podmínek napomáhá vytvoření a udržení pohyblivé krajinné mozaiky, přičemž je vliv pastvy zpětně modifikován již existující vegetační mozaikou.

V tomto směru je důležitá existence křovin, které poskytují ochranu semenáčkům a juvenilním jedincům před nepříznivými podmínkami prostředí i před pastevním tlakem a napomáhají tak změnám prostorové heterogenity vegetace a vytvoření zmíněné pohyblivé mozaiky. Protože prostorová heterogenita a celková diverzita vegetace se mohou vlivem pastvy zvyšovat i snižovat na základě celé řady faktorů, zabývá se práce také významem prostorové distribuce pastvy a její intenzity, různými druhy pasených zvířat a běžnými způsoby managementu pastvy.

Klíčová slova: pastva, asociační rezistence, cyklická sukcese, pastevní lesy, prostorová heterogenita vegetace, vegetační diverzita

Abstract

My bachelor thesis is concerned about mechanisms that influence establishment and growth of woody plant species under grazing pressure in the temperate climate region. Based on literature sources it determines and explains individual mechanisms and attempts to merge them into a holistic view of the issues of reproduction, propagation and survival of trees and shrubs in the grazed landscape. In general, grazing affects the course of natural succession and under certain conditions helps to maintain shifting landscape mosaics. In addition, the effects of grazing are retroactively modified by the already existing vegetation mosaics.

In this regard, existence of shrubs providing protection to seedlings and saplings against bad environmental conditions and against grazing pressure is important, as they help to change spatial heterogeneity of vegetation and to establish the shifting mosaics mentioned above. As the spatial heterogeneity and total diversity of vegetation can increase or decrease under influences of many factors, the bachelor thesis also pursues the importance of spatial distribution and intensity of grazing, different commonly grazed species and usual systems of grazing management.

Keywords: grazing, associational resistance, cyclic succession, wood-pastures, spatial heterogeneity of vegetation, vegetation diversity

1. Úvod

Vliv pastvy na uchycování dřevin v krajině a na strukturu vegetace celkově je velmi obsáhlou problematikou a pro pochopení významu křovin v tomto procesu je nutné přiblížit si široké spektrum mechanismů, jež toto ovlivňují. Vždy záleží na druhu pasených zvířat a na intenzitě jejich pastvy, na zvoleném pastevním systému i na cíli, se kterým se pastva zavádí (Mládek, 2003, Mládek a kol., 2006). Samotný vliv pastvy na vegetaci je potom realizován mechanismy, jako je přímý okus rostlin, sešlap porostu, defekace a podobně (Oloff a Ritchie, 1998). Tyto procesy následně mění vztahy mezi jednotlivými rostlinnými druhy, omezují kompetici a podporují asociační rezistenci. Pastva tímto způsobem dále ovlivňuje přirozený průběh sukcese (Oloff a kol., 1999) – křoviny zde hrají nepostradatelnou roli v ochraně semenáčků dřevin, čímž dovolují vzniknout mozaikovitě strukturu vegetace, která je typická například pro tzv. pastevní lesy, v anglické literatuře zvané grazed woodlands nebo wooded pastures (Smit a kol., 2005, Kleyer a kol., 2007).

Pastevní lesy jsou tradiční polopřirozené ekosystémy, které kombinují pastvu a těžbu dřeva spolu s přirozenou regenerací pastviny a lesa (Smit a kol., 2005, Smit a kol., 2010). V pastevních lesích převzal domestikovaný dobytek roli původních velkých herbivorů, kteří do velké míry určovali podobu a vývoj vegetace v oblasti mírného klimatického pásu již před počátkem lidského využívání prvních pastevních systémů. V tehdejší krajině se pod vlivem volně se pasoucích divokých herbivorů pravděpodobně vyskytovala krajinná mozaika podobná pastevním lesům střídající otevřené pastviny, křovinaté houštiny a menší lesy, spíše než zapojený klimaxový les na velké ploše. Člověk postupně způsobil vyhynutí těchto přirozeně se vyskytujících herbivorů a vlivem neustálé intenzifikace zemědělství byl tento původní typ krajiny značně omezen (Vera, 2000).

2. Pastva obecně

2.1 Charakteristika pastvin

Pastvinu lze definovat jako trvalý travní porost dlouhodobě obhospodařovaný pastvou, která je podmínkou jeho existence. Většinou se jedná o porosty, které nelze z důvodu členitosti reliéfu, charakteru půdního povrchu nebo celkové produktivity obhospodařovat jiným způsobem (Mládek a kol., 2006). Typy vegetace, které mohou být spojeny s pastvou, jsou například poháňkové pastviny, jejichž vznik je pastvou přímo podmíněn (Veen a kol., 2009),

suché trávníky skal a stepí, trávníky písčin a mělkých půd, slaniska, vřesoviště a intenzivní kulturní pastviny. Porost na takových pastvinách je přizpůsobený častému sešlapu a okusu. Dále lze mezi pastviny zařadit občas pasené luční porosty, které jsou ovlivňovány pastvou, ale pastva není hlavním způsobem jejich využití. Patří sem například trojštětové louky, ovsíkové louky, smilkové trávníky a širokolisté suché trávníky (Mládek a kol., 2006). Porosty podobné těmto mohou vznikat i na okrajích pravých pastvin v místech, kde je pastevní tlak nižší (Mládek, 2003). Dále ještě existuje typ tzv. přepásaných luk, které jsou charakteristické přepásáním druhé nebo třetí seče v podzimních měsících (Mládek a Hejzman, 2006).

Vznik trvalých travních porostů je z velké části dán pravidelným narušováním nadzemní biomasy několikrát během vegetační sezóny. Z tohoto důvodu mají na pastvinách velkou konkurenční výhodu s-stratégové, kteří jsou schopni odolávat pravidelnému narušování nadzemních orgánů a dovedou rychle nahrazovat ztracenou biomasu nebo ty druhy rostlin, které vzdorují pastvě přesunutím většiny své biomasy mimo dosah herbivorů (často vysoko nad zem nebo pod zem), vyvinutím obranných mechanismů nebo jinak zařízenou nepoživatelností nebo jsou prostě schopny pastvu do určité míry tolerovat (Olff a kol., 1999, Chytrý 2010). Na pastvinách se tedy často vyskytují druhy, které vytváří nízkou přizemní růžici, čímž je většina jejich biomasy soustředěná u země s menší pravděpodobností poškození. Patří sem například druhy jako sedmikráska chudobka (*Bellis perennis*), máchelky (*Leontodon hispidus* a *L. autumnalis*), pampelišky (*Taraxacum* sect. *Ruderalia*) a jitrocel větší (*Plantago major*). Další skupinou mohou být druhy s vystoupavou nebo plazivou lodyhou, jako například jetel plazivý (*Trifolium repens*) nebo mochna husí (*Potentilla anserina*). Často se zde také šíří tzv. pastevní plevele, kterým se vyhýbají pasená zvířata kvůli jejich nepoživatelnosti nebo nestravitelnosti. Vlastnostmi, které toto určují, může být: (1) přítomnost trnů nebo ostnů - např. pupava bezlodyžná (*Carlina acaulis*), pcháč (*Cirsium* ssp.), (2) nechutnost, výrazná aromatická nebo jedovatost - např. pelyňky (*Artemisia* ssp.), pryšce (*Euphorbia* ssp.), pryskyřníky (*Ranunculus* ssp.), šťovík tupolistý (*Rumex obtusifolius*), nebo (3) přítomnost tvrdých listů - např. smilka tuhá (*Nardus stricta*), metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa*) (Chytrý a kol., 2010).

Speciálním typem pastviny jsou například pastevní lesy, definované výše.

2.2 Pastevní systémy

Pastevní systémy jsou běžně navrhovány tak, aby byla co nejvyšší účinnost konverze sluneční energie a s ní související biomasy vegetace na konkrétní zvířecí produkt, avšak existuje

řada dalších patřičných cílů pastvy (Pearson a Ison, 1997), jako je udržování určitého složení a diverzity trvalého travního porostu v ochranářské praxi (Hejcman a kol., 2002).

Běžně se používají dva základní typy pastevních systémů, a sice kontinuální a rotační (Hejcman, 2002, Gordon, 2003). Tato dvě pojetí představují dva protipóly v pastevním hospodářství a všechny ostatní systémy jsou jejich variací (Hejcman a kol., 2002).

Kontinuální pastva

Kontinuální pastva (v anglické literatuře nazývaná např. continuous grazing, continuous stocking nebo set stocking aj.) představuje nepřetržité pasení jedné pastviny (oplůtku) (Hejcman a kol., 2002, Teague a kol., 2011). Tento systém se většinou uplatňuje na menších celcích travních porostů s vysokým pastevním zatížením nebo na rozsáhlejších pastvinách s nízkou intenzitou pastvy (Hejcman a kol., 2002), například 15 ovcí nebo 2 až 3 kusy skotu na 1 ha pastvin v mírném pásu s vysokými srážkami. Název tohoto systému je tedy mírně zavádějící, protože pastva probíhá kontinuálně v měřítku celé plochy, avšak zvířata neukousnou každý den každou rostlinu (Pearson a Ison, 1997). Nevýhodou kontinuální pastvy je složitá regulace míry a kvality vypasení během roku i mezi sezónami, výhodou je nižší finanční náročnost (Hejcman a kol., 2002).

Rotační pastva

Rotační pastva (v anglické literatuře většinou rotational grazing, block grazing nebo cell grazing) spočívá v pasení dvou a více oddělených oplůtků, ve kterých se doba pasení střídá s dobou obrůstání. Pasený porost je schopen obrůst na jaře s dostatkem vláhy během dvou týdnů, v létě a na podzim vlivem nedostatku vláhy během šesti týdnů. Při kvalitním udržování lokality rotační pastvou proběhne během roku 3 – 5 cyklů (Hejcman a kol., 2002). Bohužel tedy neexistuje žádné univerzální pravidlo pro zvolení správně dlouhé doby obrůstání a délky pastvy na každém oplůtku, protože do této problematiky vstupuje celá řada faktorů, i když je zvolení vyváženého systému důležité z hlediska udržení co nejvyšší produktivity daného systému (Pearson a Ison, 1997). Takto například nepravidelná intenzivní pastva zapříčiňuje zachování vyššího procenta druhu *Bromus catharticus* (75 %) než pravidelná intenzivní pastva (41 %) (Alexander, 1985).

2.3 Pastevní charakteristiky nejčastěji pasených býložravců

Ovce

Ovce jsou výrazně selektivní spásáči, přičemž tato selektivita je ještě vyšší při ostrůvkovité struktuře vegetace, než když rostou jednotlivé druhy trav a bylin společně. Vyhýbají se kvetoucím travám a redukuje výskyt plevelných druhů bylin a křovin. Během pozdního léta, podzimu a zimy ovce častěji vyhledávají dřeviny více než během zbytku roku. Jsou schopny selektivně spásat chutnější druhy v nižších patrech porostu (Hejcman a kol., 2002) a ze všech obvykle pasených býložravců ovce spásají vegetaci na nejnižší výšku, tedy 2 - 3 cm (Mládek a kol., 2006). To je dáno fyziologií ústního ústrojí – menší velikost skusu a sousta a k tomu pysky, které je ovce schopna odtáhnout od zubů, jí umožňují ukousnout vegetaci níže u země (Pearson a Ison, 1997, Dumont, 1997). Ovce se také nevyhýbají pokáleným místům (Hejcman a kol., 2002). Vzhledem k výše popsanému způsobu pastvy a odlišné selektivitě oproti skotu jsou ovce často pasené na plochách, na kterých se předtím pásal skot (Hejcman a kol., 2002) nebo společně s ním (Pearson a Ison, 1997).

Kozy

Koza na rozdíl od ovce spásá vyšší vegetaci, přičemž se zaměřuje na střední výšku porostu. Nevyhýbá se kvetoucím travám (Hejcman et al., 2002), často preferuje druhy z čeledi *Fabaceae* a obvykle si také preferenčně vybírá dřevnaté byliny (Pearson a Ison, 1997). Koza také spásá lýko a listy dřevin během celého roku a vyhýbá se pokáleným místům (Hejcman a kol., 2002). Vegetaci ukusuje na délku vyšší než 5 cm (Mládek a kol., 2006).

Skot

Pastva skotu se vyznačuje výrazně nižší selektivitou než pastva koz a ovcí. Skot spásá porost ostrůvkovitě, čímž podporuje ostrůvkovitou strukturu vegetace. K tomu přispívá i vznik tzv. nedopasků, což jsou eutrofizované nepasené plochy vznikající na pokálených místech, kterým se skot vyhýbá (Hejcman a kol., 2002). Skot spásá vegetaci na výšku větší než 3 – 5 cm (Mládek a kol., 2006). Dalším významným faktorem, kterým skot ovlivňuje vegetaci na pastvině, je intenzivnější sešlap porostu a vznik ochozů podporujících půdní erozi na svažitých vlhkých pastvinách (Hejcman a kol., 2002).

Koně

Kůň spásá vegetaci na nižší výšku kolem 3 cm, podobně jako ovce, protože porost zachytává pysky a uhryzává jej těsně u země (Mládek a kol., 2006). Ve srovnání se skotem je výrazně selektivní a pohybuje se ve větší míře po celé ploše pastviny, čímž dává vzniknout ostrůvkovité struktuře vegetace. Vyšší pohyblivost po pastvině s sebou nese větší míru poškození drnu. Při vyšší intenzitě pastvy a v zimních měsících je kůň schopen spásat i dřeviny. (Hejcman a kol., 2002). Svou selektivitou kůň spadá spíše do kategorie spásačů, avšak není přežvýkavcem (viz dále) (Vera, 2000).

3. Vliv pastvy na strukturu vegetace

3.1 Obecné principy vlivu pastvy na strukturu vegetace

Všeobecně se předpokládá, že herbivoři zvyšují diverzitu rostlin přímo konzumací dominantních, kompetičně silných druhů (Olf a Ritchie, 1998, Cosyns a kol., 2005) a nepřímo ovlivňováním průběhu kompetice mezi rostlinami působením jinými mechanismy. Existují ovšem i studie, které prokazují, že vliv herbivorů na vegetační diverzitu je slabý nebo dokonce naprosto opačný, tedy že diverzitu snižují. Tuto problematiku lze vysvětlit skutečností, že procesy, které určují diverzitu rostlin na pastvině, můžeme primárně rozdělit do dvou skupin: (1) procesy, které mají vliv na lokální kolonizaci z větších prostorových měřítek a (2) procesy, které se projevují změnami lokální extinkce. Tyto procesy se navzájem nevylučují, naopak často působí zároveň, společně nebo proti sobě, a na jejich vztahu potom závisí výsledný efekt (Olf a Ritchie, 1998).

Závislost na typu herbivora

Způsob a míra vlivu pastvy na diverzitu rostlin mimo jiné závisí na druhu, respektive typu herbivora a jeho abundanci v konkrétním prostředí. Malí nehrabaví herbivoři (včetně různých druhů hmyzu) mají většinou nepatrný pozitivní nebo i negativní vliv na diverzitu, to ale nemusí platit v době nejvyšší abundance jejich populace v daném prostředí. Malí hrabaví savci zase vytváří půdní disturbance, které přispívají ke zvýšení diverzity rostlin na pastvině posílením lokální kolonizace. Potřeba pást se v úkrytu před predátory navíc u malých savců může mít za následek intenzivnější pastvu v křovinách, což opět podporuje heterogenitu vegetace, což může způsobit zvýšení vegetační diverzity v regionálním měřítku. Oproti malým herbivorům však mají

mnohem větší a stálější vliv na diverzitu velcí savci, například intenzivnějším potlačováním dominantních rostlinných druhů. Větší herbivoři jsou také lepšími vektory šíření semen, více ovlivňují prostředí vylučováním a defekací než malí herbivoři. Při vysoké abundanci na pastvině mohou na druhou stranu způsobovat disturbance půdy a vegetace takovou měrou, že jejich vliv na vegetační diverzitu je negativní (Olf a Ritchie, 1998).

Závislost na volbě časového a prostorového měřítka

Je tu také významný vliv časových a prostorových měřítek, ve kterých problematiku sledujeme. Na úrovni jedince může herbivor díky své selektivitě zvyšovat lokální vegetační diverzitu, ale zároveň takto může celá populace při selektivitě zaměřené proti pastevně tolerantnímu druhu ve species pool snižovat diverzitu v regionálním měřítku (Olf a Ritchie, 1998). Svou roli hraje také prostorová škála sledování, kterou můžeme definovat jako rozmezí mezi jednotkou sběru vzorků a celkovou velikostí zkoumané plochy. Míra prostorové heterogenity závisí na obou těchto parametrech (Adler a kol., 2001). Časové měřítko zde také hraje důležitou roli, protože změna vegetační diverzity vyvolaná pastvou může být dočasná díky pastvou vyvolané sukcesi, jež může nakonec zvýhodnit jen určitý tolerantní druh. Tyto a podobné principy je tedy také nutno brát v potaz při posuzování vlivu pastvy na vegetaci (Olf a Ritchie, 1998).

Závislost na typu prostředí

Vliv pastvy na vegetaci se také mění mezi odlišnými prostředími. Jako příklad lze uvést produktivitu pastviny – populace stejného druhu herbivora může při stejné početnosti zvyšovat diverzitu rostlin na produktivních pastvinách a zároveň ji snižovat v aridních oblastech (Olf a Ritchie, 1998).

3.2 Konkrétní mechanismy vlivu pastvy na strukturu vegetace

Mezi konkrétními mechanismy, kterými pasoucí se zvířata mění vegetační diverzitu, jsou nejdůležitější: vliv na dominantní rostlinné druhy a rozmnožování druhů přenosem diaspor endozoochorií a epizoochorií (Cosyns a kol., 2005, Olf a Ritchie, 1998), sešlap a zkracování porostu, vytrhování celých rostlin, změny dostupnosti živin vylučováním nebo defekací (Dumont, 1997, Pearson a Ison, 1997) a zhutňování půdy spolu se změnou jejích fyzikálních vlastností (Teague a kol., 2011, Hiltbrunner a kol., 2012). Velkou roli také hraje specifické pastevní chování herbivora, respektive pastevní selektivita (Dumont, 1997).

3.2.1. Zoochorie

Mnoho rostlinných druhů se nemůže spolehnout na dlouhodobě stálou semennou banku po svém vymizení z porostu, tudíž jsou možnosti a způsoby šíření jejich semen velmi důležitými parametry pro jejich dlouhodobé setrvání (Cosyns a kol., 2005). Z toho plyne, že rozptylování semen má také vliv na distribuci celých populací a společenstev v lokálním i regionálním měřítku (Couvreur a kol., 2008). Existují dva různé principy zoochorie: (1) epizoochorie a (2) endozoochorie (D'hondt a kol., 2012).

Epizoochorie spočívá v přenosu semen v kožichu zvířat (Couvreur a kol., 2008, D'hondt a kol., 2012), kdežto endozoochorie spočívá v ingesci semene herbivorem a jeho následnou exkreci na jiném místě (D'hondt a kol., 2012). Mnohé rostlinné druhy travinných společenstev nevykazují žádnou zvláštní adaptaci k šíření semen, a proto jsou herbivoři nepostradatelnými vektory šíření a uchycování jejich semen (Cosyns a Hoffmann, 2005), převážně právě prostřednictvím endozoochorie (Pakeman a Small, 2009). Endozoochorie jsou totiž schopné i ty druhy rostlin, které nejsou přímo adaptované pro jiný způsob prozptylu semen – např. Pakeman a Small (2009) ve své studii použili semena dvanácti různých druhů rostlin, přičemž od každého druhu alespoň nějaká semena prošla trávicím systémem ovce nepoškozená. Vezmeme-li v potaz epizoochorii a endozoochorii zároveň, přibližně polovina rostlinných druhů na pastvině má podle mnoha studií obstojnou šanci šířit se pomocí herbivorů (Cosyns a kol., 2005).

3.2.2 Sešlap

Vliv sešlapu na vegetaci pastviny můžeme rozdělit na přímý a nepřímý. Přímý sešlap poškozuje stojící nadzemní orgány rostliny. Tento efekt může být pouze krátkodobý a poškozené orgány se obnovují během několika dní (Pearson a Ison, 1997). Nejcitelněji je přímý vliv sešlapu znát na měkké vlhké půdě a v mokřinách, kde má větší vliv na strukturu vegetace než pastva jako taková (Turner, 1987). Nepřímý má sešlap vliv na vegetaci díky změnám fyzikálních vlastností půdy (Pearson a Ison, 1997). Nadměrný sešlap, podobně jako nadměrné sucho nebo oheň, má za následek inhibici půdotvorných procesů zhutněním půdy, které můžeme kvantifikovat pomocí objemové hmotnosti půdy. To potom vede k vyšší rezistenci vůči průniku kořenů rostlin, snížení stability půdních agregátů a snížení infiltrační kapacity půdy (Teague a kol., 2011). V konečném důsledku touto cestou nadměrná pastva indukuje erozi půdy snižováním pokrývnosti vegetace a infiltrační kapacity půdy, což dále ovlivňuje strukturu vegetace (Hiltbrunner a kol., 2012, Teague a kol., 2011). Míra tohoto

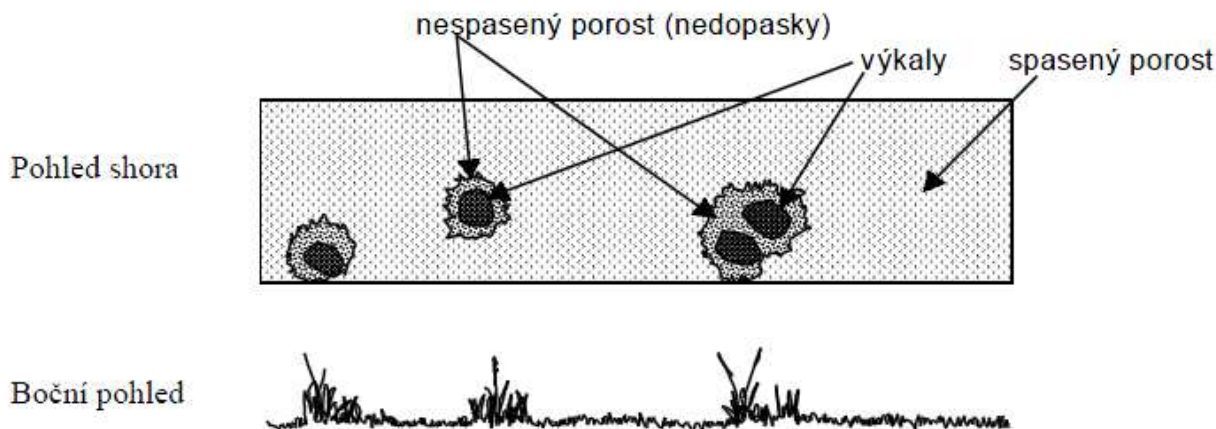
nepřímého vlivu sešlapu na vegetaci se samozřejmě mění s početností a hmotností paseného herbivora - například tlak ovce na půdu lze odhadnout na 0,8 – 0,95 kg/cm², kdežto tlak, kterým působí na půdu kráva, se pohybuje v rozmezí 1,2 – 1,6 kg/cm² (Pearson a Ison, 1997).

3.2.3 Vytrhování rostlin

I když je vytrhování rostlin často vnímáno jako škodlivý vliv pastvy na vegetaci, způsobuje jen proměnlivé a často zanedbatelné ztráty v produktivitě. Tento jev je většinou omezený jen na určitou část roku, jako je například druhá polovina léta a podzim v Anglii. Obecně je vytrhávání nejintenzivnější v době květu a semenění trav, tedy když mají vysoká, tuhá stébla (Pearson a Ison, 1997). Rostliny jsou nejvíce vytrhovány při spásání drnu na výšku kolem 7,5 cm, naopak nejméně se vytrhování projevuje při spásání na výšku kolem 2,5 cm. Ukazuje se však, že vytrhování během vegetační sezóny nemá vliv na hustotu stébel během následujícího podzimu a zimy ani na celkový výnos v příštím roce, tudíž vytrhování má jen krátkodobý a prostorově velmi omezený význam (Tallowin, 1985).

3.2.4 Eutrofizace výkaly

Depozice výkalů způsobuje eutrofizaci půdy, do které se takto dostávají zpětně prvky jako dusík, fosfor a draslík. Ukázalo se, že takto probíhající redistribuce živin má větší vliv na produktivitu pastviny než dlouhodobá umělá aplikace různých množství superfosfátových hnojiv (Pearson a Ison, 1997). Přítomnost výkalů na pastvině ovlivňuje vegetační složení dvěma způsoby: Zaprvé přítomnost výkalu způsobuje nepoživatelnost vegetace, na které leží, díky čemuž se dobytek selektivně vyhýbá takto znečištěné vegetaci i vegetaci do určité vzdálenosti od výkalu, která sama o sobě znečištěná není. Zadruhé depozice výkalů v daném místě zvyšuje množství živin dostupných pro rostliny (Pearson a Ison, 1997) a navíc napomáhá šíření semen (Cosyns a kol., 2005, Cosyns a Hoffmann, 2005). Živiny jako fosfor se tímto způsobem akumulují v místech, kde dobytek dlouhodobě odpočívá nebo nocuje, což často způsobuje nedostatek fosforu na těch částech pastviny, kde se dlouhodobě dobytek nezdržuje. To má za následek významné prostorové změny ve složení vegetace díky společnému působení pastevní selektivity a eutrofizace půdy. Například při pastvě krav může plocha vegetace, kterou krávy odmítají kvůli znečištění výkaly a močí, zabírat až 45 % z celkové plochy pastviny (Pearson a Ison, 1997). Přítomnost výkalu také napomáhá vytvoření mezery ve vegetaci, což zjednodušuje uchycení a klíčení semen obsažených ve výkalu (Cosyns a Hoffmann, 2005).



Obr. 1: Struktura nedopasků na pokálených místech. (Mládek a kol., 2006)

Míra vlivu defekace na strukturu vegetace samozřejmě závisí na míře depozice výkalů a ta závisí na druhu a počtu pasených zvířat, tudíž se během roku mění. Depozice výkalů jedince se snižuje s nárůstem intenzity pastvy, kterou provází pokles množství rostlinné biomasy tímto jedincem spasené (Paerson a Ison, 1997). Konkrétním příkladem může být výsledek výzkumu z roku 1983, kdy se ukázalo, že mokrá váha výkalů se snižovala o 0,16 kg na krávu za den při zvyšování hustoty krav na ploše o jednotku do hodnoty hustoty 8,6 krávy na hektar (Stockdale a King, 1983).

3.2.5 Pastevní selektivita

Všechna zvířata, když mají možnost, preferují některé části rostlin před jinými nebo obecně některé druhy rostlin oproti ostatním, přičemž tento jev zásadně ovlivňuje složení vegetace a sezónnost jejího růstu. Obecně je dietní selektivita jednotlivých herbivorů nejvyšší, když se zvířata pasou na nové pastvině, kterou neznají, při nízkém pastevním tlaku (Pearson a Ison, 1997).

Podle měřítko můžeme selekci rozdělit na dva hlavní typy nebo přístupy, které se během samotné pastvy kombinují. Jsou to: (1) selekce na úrovni sousta a (2) selekce na úrovni stanoviště. První z nich spočívá například ve výběru konkrétní části rostliny, možnosti spásat vegetaci nízko u země nebo pod mechanickými překážkami či neschopnost strávit některé druhy rostlin. Obecně tato selektivita přímo souvisí s morfologií a fyziologií každého druhu zvířete. Druhý princip selekce spočívá ve výběru určitého shluku vegetace, na kterém se zvíře rozhodne pást, a v tom, jak dlouho se na něm pase (Pearson a Ison, 1997). Toto dělení je svým způsobem součástí hierarchického modelu pastevního chování divokých herbivorů, kdy zvíře

nejprve vybírá krajinu nejbohatší na zdroje, potom vybírá nejproduktivnější společenstva v této krajině a tak postupuje dále až k výběru daného pastevního stanoviště, které se definuje jako objem shluku vegetace, na němž se zvíře může pást, aniž by muselo přecházet (Senft a kol., 1987).

Dále u přežvýkavců zřetelně existují dva základní přístupy k dietní selektivitě během pastvy. Prvním způsobem je tzv. grazing, tedy spásání trav a travních společenstev bez větší selektivity. Druhým způsobem je tzv. browsing, tedy selektivní způsob příjmu potravy spočívající převážně ve spásání mladých výhonků, listů a jejich pupenů, dále ve spásání kůry a větvíček dřevin a dřevnatých i nedřevnatých dvouděložných bylin (Vera, 2000, Gordon, 2003).

Podle těchto strategií lze potom dělit přežvýkavce do tří kategorií podle strategie pastvy: (1) spásáči - tzv. grazers, (2) okusovači - tzv. browsers a (3) přechodné typy – tzv. intermediate feeders. Spásáči a okusovači se specializují na spásání jednoletých bylin, respektive okus dřevin, jak napovídá jejich označení. Třetí kategorie přežvýkavců zaujímá přechodnou pozici mezi zbylými dvěma skupinami. Tato zvířata tedy střídají trávy a dřevnaté byliny (Vera, 2000) podle aktuálních podmínek, například podle kvality vegetace v lokalitě a podle ročního období (Gordon, 2003).

Evoluční teorie předpokládá, že u přežvýkavců zaměřených na spásání trávy se vyvinuly odlišné adaptace na konzumaci daného typu potravy než u přežvýkavců zaměřených na spásání mladých výhonků dřevnatých rostlin (Gordon, 2003). Morfologické a fyziologické adaptace určují schopnost zvířete strávit buněčné stěny a obsah buněk (Dumont, 1997). Ukazuje se například, že grazers jsou schopni efektivněji strávit a využít buněčné stěny rostlinných buněk i s vyšším obsahem ligninu než browsers. Grazers mají výrazně větší bachor, širší ústí mezi čepcem a knihou a menší slinné žlázy než browsers (Gordon, 2003). Různou dietní selektivitu také vysvětluje velikost těla, která určuje množství potravy, jež daný druh musí přijmout, a zároveň vysvětluje samotnou možnost volby, například kvůli velikosti úst (Dumont, 1997).

4. Vztah prostorové distribuce pastvy a prostorové heterogenity vegetace

4.1 Prostorová distribuce pastevního tlaku

Z výše popsaných mechanismů vlivu pastvy na strukturu vegetace vyplývá, že pastva neprobíhá se stejnou intenzitou na všech částech pastviny, tedy že se pastva vyznačuje určitou

distribucí v prostoru. Faktory, které ovlivňují prostorovou distribuci pastvy ve volné přírodě, jsou hlavně dostupnost zdrojů, predátoři a sociální chování herbivorů a vliv pastvy na kvalitu píce, respektive na primární produkci. V případě pastvy řízené člověkem význam některých faktorů klesá a naopak stoupá význam člověkem zvoleného způsobu hospodaření na pastvině (Adler a kol., 2001).

Dostupnost zdrojů je faktor, který je ze všech ostatních zmíněných tím nejvíce zřejmým. Primárně jde o dostupnost potravy, ale patří sem i dostupnost vody a některých minerálů (Adler a kol., 2001). Na základě vyhodnocení dostupnosti potravy herbivorem funguje výše popsaný hierarchický model pastevního chování, kdy zvíře postupuje od nejširšího měřítka výběru k nejužšímu (Senft a kol., 1987). Vliv dostupnosti vody však také není malý – podle některých studií klesá pastevní tlak se vzrůstající vzdáleností od zdroje vody (Pickup a kol., 1998), a to jak u přírodních pastevních systémů, tak u pastevních systémů řízených člověkem. Dostupnost zdrojů samozřejmě snižují fyzické překážky mezi zdrojem a herbivorem, z čehož plyne, že velikost habitatu vhodného k pastvě vzniká syntézou přítomnosti zdrojů a přítomnosti těchto překážek (Adler a kol., 2001).

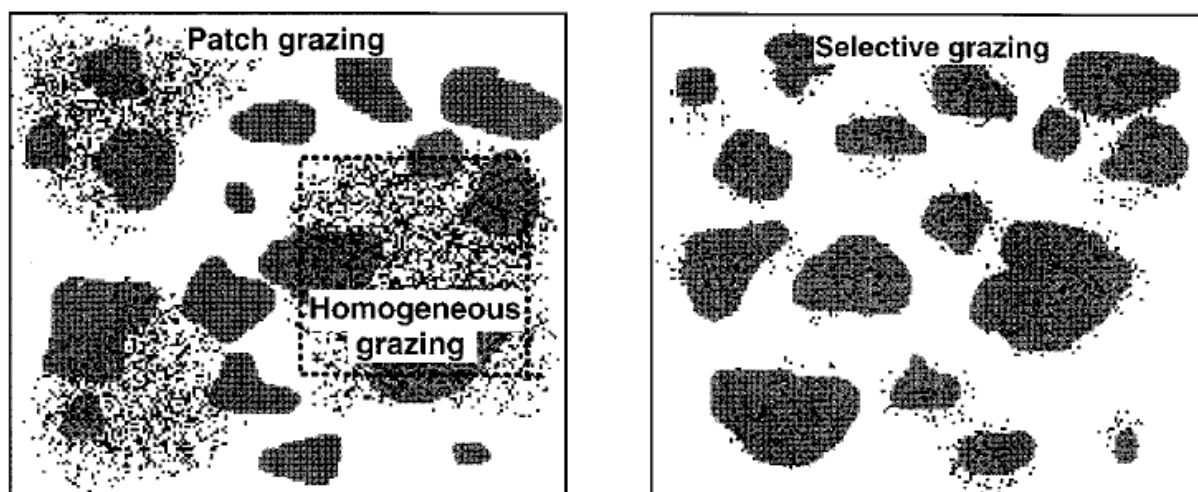
Predace je také významným faktorem, který ovlivňuje prostorovou distribuci pastvy a pastevního tlaku. Mnoho výzkumů, například některé studie mořských a vodních ekosystémů jako Hay (1981) nebo Andrew a kol. (1993), ukázalo, že hrozba predace zmenšuje prostor vhodný k pastvě tím, že vyhání herbivory z míst, která by k ní jinak byla vhodná. S predací potom souvisí i sociální chování herbivorů, kteří se kvůli větší bezpečnosti shlukují, čímž zvyšují pastevní tlak na určité, relativně malé části pastviny (Adler a kol., 2001).

Výrazný vliv také může mít vztah pastvy a kvality píce. Sekundární produkce závisí jak na množství, tak na kvalitě spásané rostlinné biomasy (Hobbs a Swift, 1985). I když pastva snižuje pro herbivory dostupné množství potravy, v mnoha prostředích zároveň zapříčiňuje nárůst kvality rostlinné biomasy (Jefferies, 1994). Toto zvýšení kvality souvisí s odstraňováním stárnoucí píce a regenerací poškozených částí rostliny. V nově obnovených rostlinných orgánech je vyšší obsah živin (jako je sodík), vyšší obsah dusíku zabudovaného v proteinech nebo vyšší celkové množství proteinů. Stálost tohoto jevu v čase potom závisí na produktivitě dané pastviny (Adler a kol., 2001).

Člověk se snaží při řízení pastvy v rámci udržení maximální sekundární produkce homogenizovat prostorovou distribuci pastevního tlaku (Adler a kol., 2001, Hejcman a kol., 2002). Toho docíljuje pomocí manipulace s některými předchozími faktory jako zdroj vody, omezování pohybu herbivorů oplocením pastvin a podobně (Adler a kol. 2001).

4.2 Prostorová heterogenita vegetace a její vztah k prostorové distribuci pastvy

Prostorová heterogenita vegetace má vztah k relativní síle prostorové distribuce pastvy (Adler a kol., 2001), přičemž navíc platí, že se zvyšující se prostorovou heterogenitou vegetace se většinou zvyšuje i diverzita rostlin (Olf a Ritchie, 1998). V případě, že spolu heterogenita a distribuce pastvy přímo souvisí, vzrůstá heterogenita za podmínek, že je schéma distribuce pastvy silnější než schéma heterogenity. Tomuto jevu se v anglické literatuře říká patch grazing (Obr. 2).



Obr. 2: Patch grazing, homogenous grazing a selective grazing. Drobné černé tečky představují distribuci pastvy, černé skvrny prostorovou heterogenitu vegetace. (Adler a kol., 2001)

Jestliže je schéma distribuce pastvy slabší než schéma heterogenity vegetace, heterogenita klesá. Tento model se nazývá homogenní pastva (v anglické literatuře homogenous grazing, Obr. 2). V případě, že heterogenita přímo nesouvisí s distribucí pastvy, zvyšuje se heterogenita za podmínek zvyšujícího se kontrastu mezi jednotlivými shluky vegetace. Tento proces funguje i opačně, tedy při snižujícím se kontrastu mezi shluky vegetace během pastvy se snižuje heterogenita. Takovéto pastvě, jejíž schéma prostorové distribuce odpovídá schématu vegetační prostorové heterogenity, se říká selektivní pastva (selective grazing, Obr. 2) (Adler a kol., 2001).

5. Uchycování dřevin v pastevní krajině - klíčová role křovin

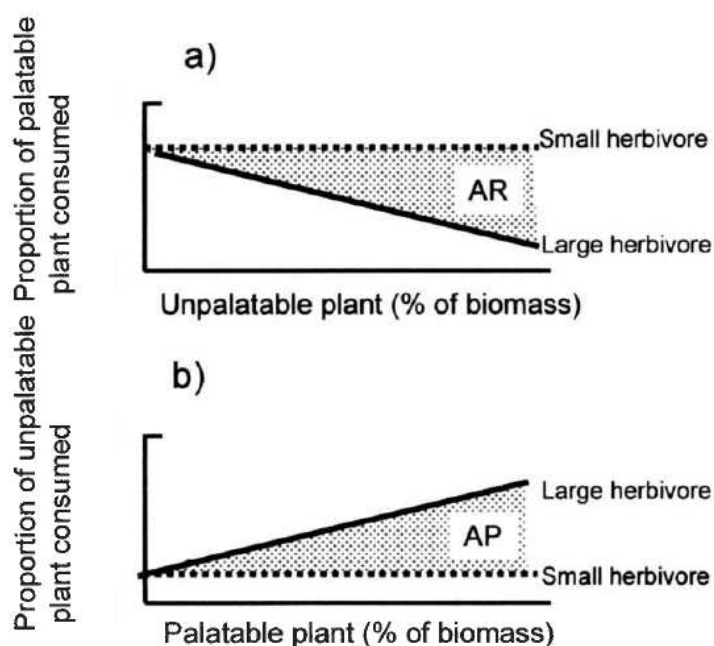
V prostředí mírného klimatického pásu prochází krajina relativně rychlou sukcesí od travinných společenstev přes křovinaté houštiny až po klimaxové stádium, kterým je v těchto podmínkách zapojený opadavý les. Za obecný a základní model regenerace přírodních klimaxových lesů je považován Wattův tzv. gap-phase model, který se postupem času vyvíjel a zpřesňoval (Vera, 2000). Tento model předpokládá, že přírodní les je schopný regenerovat se pod vlastní zapojenou korunou jen v mezerách (gaps), jež vznikly odumřením vzrostlých stromů vlivem stáří nebo díky nějaké disturbanci (Watt, 1947). Díky rychlosti svého růstu takovouto mezeru nejprve kolonizují tzv. pionýrské dřeviny, které nesnášejí zástin. Ty jsou postupně vytlačeny tzv. klimaxovými dřevinami, které jsou vůči zástině tolerantní, a tedy jsou schopny růstu ve stínu pionýrských druhů, které postupem času přerostou a zastíní. Tím je nakonec kompetitivně vytlačí a zaplní mezeru v zapojeném lesním porostu (Vera, 2000). Takový průběh sukcese však neplatí pro lokality, kde environmentální podmínky vylučují růst křovin a stromů (Olf a kol., 1999).

Odlišnými mechanismy také probíhala přírodní sukcese v minulosti, dříve než člověk zapříčinil vyhynutí značného množství velkých volně se pasoucích herbivorů, a probíhá tak i dnes v pastevních lesích při využívání kontinuálního pastevního systému (Olf a kol., 1999, Vera, 2000), tedy když se zvířata mohou relativně volně pohybovat po pastvině a více si vybírat potravu (Olf a kol., 1999, Hejčman a kol., 2002). V tomto případě hrají pro průběh sukcese klíčovou roli křoviny, které poskytují ochranu semenáčkům stromů a dalším rostlinám. Tuto ochranu je nutné rozdělit na dva typy: (1) ochrana proti pastevnímu tlaku pomocí asociační rezistence a (2) ochrana před negativními vlivy prostředí jako nadměrný osvit, srážky a podobně (Smit a kol., 2005).

5.1 Facilitace - asociační rezistence

Křoviny mohou poskytovat semenáčkům stromů a dalším rostlinám úkryt před pozorností herbivorů a mechanickou ochranu před jejich dosahem (Jensen a kol., 2012). K pochopení ochranné funkce křovin proti pastevnímu tlaku je nutné získat jistý vhled do problematiky tzv. asociační rezistence (v anglické literatuře associational resistance). Na jedné pastvině se typicky vyskytují rostlinné druhy, jež jsou schopny vzdorovat pastvě díky různým přizpůsobením (trny, ostny, kolce, jed, zápach apod.) současně s druhy, které takovým přizpůsobením nedisponují (Olf a kol., 1999).

Při projevu asociační rezistence se následkem působení pastevního tlaku oslabuje míra konkurence mezi rostlinnými druhy s některým typem ochrany (dále nazývanými jako nepoživatelné druhy) a mezi druhy bez ochrany (dále poživatelné druhy). Nepoživatelné druhy samy o sobě jsou méně spásány při větším celkovém množství své biomasy. Z toho plyne, že nepoživatelné druhy, místo aby je pouze kompetitivně vytlačovaly, mají pozitivní vliv na blízko rostoucí poživatelné druhy tím, že snižují pastevní tlak na ně zaměřený. Asociační rezistence tedy způsobuje, že poživatelné rostlinné druhy jsou úměrně méně spásané, čím vyšší je relativní abundance nepoživatelných druhů na dané pastvině (Obr. 3a) (Olf a kol., 1999).



Obr. 3: (a) Asociační rezistence, (b) Asociační poživatelnost (associational palatability). (Olf a kol., 1999)

Tento efekt funguje i opačně, tedy nepoživatelné rostliny jsou více spásány, jestliže se zvýšila relativní abundance poživatelných rostlin. Tento opačný jev lze nazvat asociační poživatelnost (associational palatability) (Obr. 3b). Asociační rezistence se však projevuje pouze v případě, že herbivor není schopen selektivně spásat na velmi malém měřítku a vybírat poživatelné druhy nebo jejich části ve shluku nepoživatelných druhů, tedy že mu v pastvě na poživatelných rostlinách mechanicky nebo jiným způsobem brání nepoživatelné druhy (Olf a kol., 1999). Asociační rezistence je principem, kterým nepoživatelné bylinné druhy a křoviny podporují přežití semenáčků stromů.

Nepoživatelné druhy jako pcháč bezlodyžný (*Cirsium acaule*) a hořec žlutý (*Gentiana lutea*) snižují intenzitu pastvy zaměřené na blízko rostoucí semenáčky smrku ztepilého (*Picea abies*), přičemž se tento efekt zmenšuje, pokud jsou nepoživatelné druhy posečeny. I v tomto případě však snižují pastevní tlak zaměřený na semenáčky. Svou roli také hrají odlišné vlastnosti daných nepoživatelných bylin, například hořec snižuje intenzitu pastvy na semenáčcích větší měrou než pcháč. Tento jev může být způsoben tím, že hořec je mnohem výraznější a nápadnější, tudíž se mu dobytek častěji vyhýbá. Dalším důvodem může být to, že hořec je pro dobytek mnohem hůře požitelný – tomu napovídá skutečnost, že autoři výzkumu nezaznamenali situaci, ve které by se dobytek pásal na hořci (kromě jeho květů). Naopak mladé listy pcháče byly dobyt看kem spásány poměrně často. V neposlední řadě se hořec vyznačuje větším vzrůstem, tudíž poskytuje semenáčkům více zastíněné a vlhké stanoviště (Smit a kol., 2006b).

Křoviny také nepřímo podporují semenáčky poskytováním ochrany před spásáním. Výzkum Vandenberghe a kol. (2009) ukázal, že při nízké intenzitě pastvy poskytují křoviny semenáčkům jehličnatých i listnatých dřevin nejvyšší možnou ochranu. Při zvýšení pastevního tlaku dochází k častějšímu spásání křoviny, což se může projevit častějším okusem chráněných semenáček (Smit a kol., 2007). Okus se výrazněji projevuje většími ztrátami biomasy jehličnatých dřevin než dřevin listnatých pravděpodobně kvůli zranitelnější struktuře jehličnanů (např. husté, objemné horizontální stálezelené větve v koruně blízko u země) (Vanderberghe a kol., 2007, Vanderberghe a kol., 2009). Z důvodu této zranitelnosti je ochrana růstu poskytovaná křovinami pro semenáčky jehličnanů relativně výhodnější než pro semenáčky listnatých dřevin (Vanderberghe a kol., 2009).

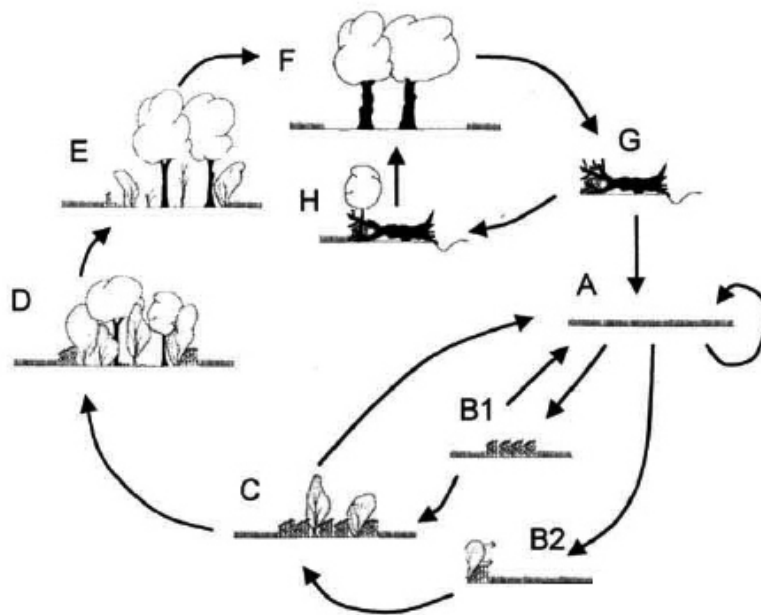
S mírou vlivu asociační rezistence a asociační požitelnosti na růst a přežití semenáček významně interaguje také výška semenáčku. Pro druhy dřevin, které bývají okusovány dobyt看kem, přičemž ale nejsou hlavním zdrojem jejich potravy, může mít nižší výška semenáčku za následek náhodné ukousnutí při spásání okolní preferovanější vegetace, ve které se skrývá. Větší semenáčky tak mohou být méně spásané, protože jsou nápadnější a dobytek se jim lépe vyhne (Rao a kol., 2003). Například ve studii Smit a kol. (2006b) přežilo signifikantně větší množství semenáček smrku ztepilého (26 %) o původní výšce 10 cm než nízkých semenáček (17 %) s výškou 5 cm. Navíc ve chvíli, kdy stromek přeroste křovinu, jej už okus nemůže ohrozit, protože většinu své zelené biomasy soustřeďuje mimo dosah herbivorů, a tak se asociační rezistence přestává projevovat (Olf a kol., 1999).

Proces asociační resistance zabraňuje vzniku zapojeného klimaxového lesa a místo toho vede k zajímavé vegetační mozaice shluků křovin, menších lesů a travinných společenstev (Olf a kol., 1999), která zahrnují porost spásaný na nízkou výšku i drny nespásané vyšší vegetace (Smit a kol., 2010). Pastva tedy přirozeně podporuje vznik pohyblivé krajinné mozaiky a udržuje ji (Olf a kol., 1999). Typickým příkladem krajinné mozaiky jsou výše zmiňované pastevní lesy (Smit a kol., 2005).

5.2 Cyklická sukcese

Mozaikové cykly byly původně chápány jako cyklické fáze regenerace klimaxového lesa (Kleyer a kol., 2007), jak problematiku popsal například Watt (1947) ve svém gap-phase modelu (viz výše). Koncept mozaikových cyklů však můžeme rozšířit i na cyklickou mozaiku kvality jednotlivých stanovišť v mozaikové krajině (Kleyer a kol., 2007). V takové krajině lze za cykly považovat sekvenci stavů společenstev, přičemž tyto vztahy závisí na fázi uchycování, dospívání a degenerace dominantního druhu (Herben a kol., 2000). Degenerace stanoviště dominantního druhu nakonec vede ke vzniku shluků vegetace, které jsou otevřeny k opětovné kolonizaci a sekundární sukcesí. Cyklická mozaika kvality stanovišť je charakterizována prostorovými a časovými posuny mezi disturbancí a sekundární sukcesí (Kleyer a kol., 2007).

Pohyblivá krajinná mozaika vzniká a udržuje se procesem cyklické sukcese, která je řízena střídáním pozitivních a negativních interakcí mezi rostlinnými druhy, tedy střídáním asociační resistance a kompetice. Při cyklické sukcesí nižší, pro herbivory neatraktivní rostliny podporují asociační rezistencí vyšší neatraktivní rostliny, jež potom poskytují ochranu při růstu stromů. Tento proces detailně ukazuje schéma průběhu cyklické sukcese jednotlivých funkčních vegetačních typů (Obr. 4) podle práce Olf a kol. (1999).



Obr. 4: Schéma cyklické sukcese. (Olf a kol., 1999)

Stádium stálé travnaté pastviny, které je z velké míry udržováno výše zmíněným procesem asociační požitelnosti kvůli vyšší abundanci trav a jiných požitelných druhů, může být narušeno exkrecí herbivorů nebo disturbancí, díky níž se mohou na daném stanovišti uchycovat nepoživatelné druhy (přechod z A do B1) (Olf a kol., 1999). Parametry disturbance, jež lze použít k popisu řídicích sil cyklické sukcese, které mají původ ve využití půdy, jsou prostorový rozsah, frekvence a závažnost disturbance. K těmto řídicím silám dále přispívají další parametry jako dostupnost vody a živin a variabilita klimatu (Kleyer a kol., 2007).

V případě, že se herbivoři tomuto shluku nadále vyhýbají, zvětšuje se dále jeho plocha a jeho vliv vzrůstá (Smit a Ruifrok, 2011). Takto vzniká shluk vegetace, který dává příležitost k vyklíčení trnitého keře ze semene (přechod z B1 do C) (Olf a kol., 1999, Smit a Ruifrok, 2011). Jakmile se křoviny usadí, začnou se klonálně rozšiřovat do okolní travnaté pastviny (B2). Tento proces je v nejvyšší míře pozorován u klonálních druhů křovin jako trnka (*Prunus spinosa*) a výrazně jej podporuje fakt, že na okrajích shluků křovin se ve větší míře vyskytují nepoživatelné byliny. Ty výše popsaným způsobem podporují růst nových jedinců, kteří ještě nemají vyvinutou dostatečnou ochranu, a později jsou sami chráněni rostoucím keřem. Proměna travnaté vegetace na shluk křovin tedy probíhá buď klíčením ze semen (z A do B1 a do C) nebo klonální invází (z A do B2 do C).

Takto založený shluk křovin potom může poskytovat ochranu k vyklíčení poživatelných dřevin jako dub, olše, lípa nebo jasan (přechod z C do D). Ve chvíli, kdy je strom dostatečně vzrostlý na to, aby sám odolával okusu, zároveň zastiňuje křoviny, které jej původně chránily (přechod z D do E). Postupem času může strom kompetitivně vytlačit křoviny ze svého stanoviště. Jakmile křoviny zmizí, nejsou již stromy schopné regenerovat se pod vlastní korunou (F), protože herbivoři začnou využívat stín jejich koruny jako ochranu před nepříznivým počasím, což má za následek stoprocentní úmrtnost semenáčků. Dalším důvodem je i fakt, že samotný stín koruny může inhibovat růst semenáčků stejným způsobem jako v zapojeném lesním porostu. Jakmile vzrostlé stromy odumřou (G), mohou buď padlé větve a kmen stromu poskytnout na několik let ochranu semenáčku stromu, který stihne vyrůst do výšky, se kterou odolá pastvě (přechod z G do H a do F), nebo se na tomto stanovišti znovu obnoví travnaté společenstvo a cyklus se opakuje (Olf a kol., 1999).

Jako příklad cyklické sukcese řízené asociační resistencí lze uvést společenstva nížinných lužních lesů. Běžně se zde vyskytují měkké dřeviny vyžadující světlo, například vrba (*Salix ssp*), topol (*Populus spp*) nebo olše lepkavá (*Alnus glutinosa*). Jejich semena jsou přenášena větrem a k vyklíčení potřebují volnou půdu – tu jim zajišťuje pravidelné zaplavování. Jakmile se taková dřevina usadí, je vůči okusu tolerantní a poměrně dobře se rozšiřuje klonálním rozmnožováním. Ve vlhčích částech lužního lesa s hlubší půdou však mohou dominovat tvrdší, vyšší dřeviny jako dub letní (*Quercus robur*) nebo jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*). Oproti dřevinám z předchozí skupiny mají tyto stromy větší a těžší semena rozptylovaná pomocí zoochorie a okus snáší velmi těžko. Herbivoři je však taktéž shledávají poživatelnými. Tyto dřeviny ke svému uchycení potřebují pět až deset let bez intenzivnější pastvy, poté už jsou dostatečně vzrostlé na to, aby se jich okus víceméně netýkal.

Tuto příležitost jim poskytují dospělí jedinci hlohu (*Crataegus monogyna*) a trnky (*Prunus spinosa*), kteří disponují kolci a tvoří vhodnou mechanickou ochranu proti pastvě. Tyto křoviny však samy čelí zpočátku své existence podobnému problému, protože nějakou dobu trvá, než se na mladém jedinci vyvinou zmiňované kolce (Olf a kol., 1999). Například u rodu *Prunus* se kolce vyvíjejí po dvou až třech letech věku (Smit a Ruifrok, 2011).

5.3 Uchycování a šíření křovin v pastevní krajině

Olf a kol. (1999) předpokládali, že křoviny poskytující vhodnou ochranu semenáčkům stromů musí být z počátku svého vývoje také chráněny pomocí asociační rezistence, tentokrát

ale těžko požitelnými nebo nějak chráněnými bylinnými druhy, které tvoří na daném stanovišti vyšší „drn“ (např. *Juncus spp*, *Cirsium spp*, *Urtica spp*). Tuto skutečnost mnohé výzkumy potvrzují jako běžný fakt (Smit a Ruifrok, 2011, Scheper a Smit, 2011). Kromě na první pohled zřejmé fyzické ochrany, kterou tyto byliny poskytují juvenilním křovinám, hraje velkou roli také pozměněné mikroklima a další podmínky konkrétního stanoviště – odlišné pH, vlhkost, množství organické hmoty v půdě aj. (Smit a Ruifrok, 2011). Uchycení křovin v pastvině tedy přímo závisí na přítomnosti shluků nestravitelných bylin v porostu (Smit a Ruifrok, 2011), jejichž existenci lze přisuzovat například pastevní selektivitě nebo prostorové heterogenitě půdního složení (Olf a Ritchie, 1998).

Křoviny se v pastvině dále šíří dvěma způsoby – pohlavním rozmnožováním a následným klíčením ze semene nebo nepohlavním, klonálním rozmnožováním. Typickým příkladem může být trnka (*Prunus spinosa*), jejíž semena jsou nejčastěji šířena ptáky pomocí zoochorie (Sorensen, 1981). Ptáci defekují zkonsumovaná semena při hřadování nebo shánění potravy, díky čemuž se semena trnky šíří pod korunu nebo do blízkého okolí křovin více, než do otevřeného travního společenstva (Scheper a Smit, 2011). Kromě ptáků mají na šíření semen křovin i dřevin vliv hlodavci, kteří preferují semena jako zdroj potravy (Fedriani a Manzaneda, 2005). Relativní množství semen, která jsou hlodavci odstraněna ze svého stanoviště po rozšíření z mateřské rostliny, se liší podle typu vegetace preferované hlodavci. Z výzkumu Sheper a Smit (2011) vyplývá, že největší poměr odstraněných semen lze zaznamenat přímo pod korunami křovin a potom ve vysokém bylinném drnu. Nejmenší relativní množství semen je hlodavci odstraňováno v nízkém travnatém drnu. Odtud plyne, že pro šíření křovin v pastevních lesích pohlavním rozmnožováním a klíčením ze semen je důležité rozšiřování semen do vysokých drnů nepoživatelných bylin, kde jsou zároveň ve větším bezpečí před hlodavci a ptáky a zároveň před velkými herbivory (Olf a kol., 1999).

Klonální šíření křovin (např. trnka) je také silně ovlivňováno pastvou. Studie Smit a kol. (2010) například ukázala, že pastva divokých králíků relativně velkou měrou inhibuje klonální expanzi trnky. Různé studie v minulosti také ukázaly, že zvyšování rychlosti klonální expanze křovin přímo koreluje se snižováním početnosti malých herbivorů spadajících do kategorie browsers, jako jsou králíci nebo psouni prérijní, na dané travnaté stepi (Weltzin a kol., 1997) nebo v daném pastevním lese (Bakker a kol., 2004). Dále například výzkum Wal a kol. (2000) potvrdil, že pastva zajíců opožďuje expanzi křovin ve slaniscích až o 25 let. Z výsledků Smit a kol. (2010) je také zřejmé, že vliv společné pastvy králíků a skotu je vyšší, než když se oba druhy

pasou zvlášť. Tento jev lze připisovat vzájemné facilitaci králíků a skotu – ve výzkumu Bakker a kol. (2009) králíci k pastvě preferovali místa, kde se pásal skot, protože je zde kratší a na živiny bohatší vegetace, ze které mají navíc dobrý rozhled a mohou lépe hledat únikovou cestu před predátory. Tento princip facilitace však nebyl v práci Smit a kol. (2010) pozorován, avšak je možné, že naopak králíci podporovali pastvu skotu inhibicí expanze křovin, čímž udržovali větší plochu otevřené pastviny (Smit a kol., 2010).

5.4 Vliv ochranných struktur na kvalitu stanoviště a na mikroklima

Uchycování dřevin v pastevní krajině není ovlivňováno pouze procesem asociační rezistence poživatelných a nepoživatelných rostlinných druhů vůči pastevnímu tlaku (Smit a kol., 2005). Poblíž drnu nepoživatelných bylin i křovin můžeme pozorovat větší výšku a odlišnou druhovou skladbu okolní vegetace, což indikuje specifickou niku (Smit a Ruifrok, 2011). Ochranné struktury obecně mnohou působit na růst semenáčku řadou dalších faktorů jako úkryt před extrémními teplotami a nadměrným osvitem, zvýšená dostupnost vody a živin, fyzická podpora a snižování vlivu půdní eroze (Flores a Jurado, 2003). Ochranné struktury jako shluky křovin a nepoživatelných bylin, jak ukazují výše uvedené konkrétní příklady cyklické sukcese, ale dále také například pařezy stromů nebo skalní výchozy mohou upravovat mikroklima stanoviště a pozitivně ovlivňovat klíčení semen (Smit a kol., 2005).

Stejně tak mohou fungovat jako pasti na semena šířená větrem (Smit a kol., 2005). Z toho důvodu by se dalo předpokládat, že prostorová asociace pozorovaná mezi semenáčky stromů a křovinami, jež je chrání, by mohla být způsobena také vyšší hustotou semen v půdě uvnitř křoviny oproti hustotě semen vně (Smit a kol., 2006a). Tento jev byl pozorován a prokázán například v aridních oblastech (Flores a Jurado, 2003), avšak ve výzkumu Smit a kol. (2006a) ve švýcarském pohoří Jura se pozorovaná hustota semen smrku ztepilého pod korunou hlohu jednosemenného (*Crataegus monogyna*) a mimo ni signifikantně nelišila. Výsledky tohoto pokusu by však mohly být odlišné v letech, kdy smrk ztepilý produkuje větší množství semen. Hustota 279 semen na m², kterou autoři zaznamenali na pozorované ploše, se totiž zdaleka nepřibližuje hustotě sledované v zapojených lesích. Dalším vysvětlením též může být predate semen v zimních měsících (Smit a kol., 2006a).

Pařezy a skalní výchozy

Výsledky výzkumu Smit a kol. (2005) na pastvinách ve Švýcarsku ukazují, že prostorová distribuce semenáček smrku ztepilého je silně ovlivňována prostorovým rozmístěním pařezů.

Z celkového počtu 294 analyzovaných ploch (čtverec o ploše 4 m²) se na 11 z nich vyskytovaly pařezy, přičemž na všech 11 plochách se semenáčky smrku vyskytovaly v hustotě 2 – 6 semenáčků na plochu. Výzkum Hörnberg a kol. (1997) ukazuje podobný vliv pařezů, vystouplých kořenů a padlých kmenů v nepasených bažinatých boreálních lesích Švédska – i když tyto lesy nejsou pasené, přesto mají tyto struktury vliv na mikroklima daného stanoviště, omezují kompetici ze strany jiných rostlinných druhů a podobně.

Podobný vliv na uchycování a růst semenáčků smrku mohou mít i skalní výchozy, jejichž prostorová distribuce také korelovala s prostorovou distribucí semenáčků smrku zteplého ve výzkumu Smit a kol. (2005). Kromě fyzické ochrany před pastvou mohou skalní výchozy měnit teplotní podmínky svého blízkého okolí – během časného jara se skalní výchozy zahřívají rychleji než okolní prostředí, čímž ve svém okolí urychlují tání sněhu. To může mít za následek dřívější klíčení semen než v okolním prostředí, což vyklíčenému semenáčku může poskytnout strategickou výhodu při kompetici s jinými rostlinami (Smit a kol., 2005).

5.5 Negativní vliv křovin na semenáčky - podzemní a nadzemní kompetice mezi mladými stromky a křovinami

Navzdory tomu, že je přítomnost křovin nutnou podmínkou uchycení stromů v krajině pod pastevním tlakem a i když křoviny upravují mikroklima stanoviště, probíhá stále mezi keřem a semenáčkem neustálá kompetice o dostupné zdroje. Nejvýraznější je v tomto vztahu soupeření o světlo a kompetice kořenových systémů obou rostlin o vodu a živiny. Vztahem těchto dvou faktorů se zabývali ve svém výzkumu Putz a Canham (1992), kteří zkoušeli na různých plochách eliminovat jeden z nich a na některých oba současně. Výsledky srovnávali s kontrolními plochami, na nichž ani jeden typ kompetice neomezili. Do té doby nebylo zřejmé, který typ soupeření je pro růst semenáčku hlavním faktorem, avšak již dříve z některých prací vyplynulo, že relativní význam kompetice o světlo ve vztahu ke kořenové kompetici vzrůstá s časem (Wilson, 1988). Výzkum Putz a Canham (1992) ukázal, že na více odvodněných půdách málo bohatých na živiny mělo omezení kořenové kompetice přímý následek v rychlejším růstu semenáčku, přičemž omezení kompetice o světlo otevřením koruny křovin nemělo žádný vliv. Na mezofilních kamenitých půdách měly omezení kořenové kompetice i omezení kompetice o světlo vliv na růst semenáčku jen na plochách, na nichž byly provedeny obě úpravy současně. Redukce kompetice o světlo se sama o sobě projevila v růstu semenáčku jen na stanovištích s vlhkou aluviální půdou. Na těchto stanovištích se naopak samo o sobě neprojevilo na růstu

semenáčků omezení kořenové konkurence (Putz a Canham, 1992). Tyto výsledky odpovídají diskutovaným předpokladům v dřívějších studiích, a sice že vztah kompetice o světlo a kořenové kompetice zcela jistě závisí na abiotických podmínkách prostředí daného stanoviště (Wilson, 1988). Z těchto výsledků vyplývá, že kořenová kompetice se nejvíce projevuje na chudších půdách, kde je dostupnost živin a vody limitujícím faktorem. Kompetice o světlo se tedy více projevuje jen na bohatších půdách, kde není problém s dostupností živin. Jakmile strom svou výškou keř přeroste, stává se otázka vztahu kořenové kompetice a kompetice o světlo a vlivu tohoto vztahu na růst stromu diskutabilní, protože strom je již v tuto chvíli kompetičně značně silnější než křovina (Putz a Canham, 1992). Tato skutečnost opět odpovídá závěrům a předpokladům v některých dřívějších studiích (Wilson, 1988).

6. Navazující diplomová práce

Pastevní krajinou, jejíž dynamika je velkou měrou ovlivňována existencí křovin, je krajina v okolí českých vesnic v rumunském Banátu, kde jsem založil pokus pro svou budoucí diplomovou práci. Při dosídlení Banátu začátkem 19. století zde vzniklo sedm českých vesnic, ze kterých šest žije dodnes. Pastva je zde tradičním způsobem hospodaření, avšak vlivem postupného opouštění obyvateli českých vesnic prochází způsob pastvy řadou změn. S opouštěním vesnic je spojený úbytek hospodářských zvířat a postupné využívání produktivní půdy úhorů k pastvě, mimo jiné kvůli snazší dostupnosti. Dochází tedy k méně intenzivnějšímu využívání dlouhodobě existujících hůře dostupných pastvin, a tak i k celkové extenzifikaci pastvy.

O důsledcích tohoto procesu v měřítku celé krajiny zatím neexistuje mnoho informací, avšak ze závěrů mnoha výzkumů zahrnutých v bakalářské práci lze důvodně předpokládat ohrožení vegetační heterogenity a diverzity na dlouhodobě existujících postupně opouštěných pastvinách. Diplomová práce se proto bude zabývat problematikou vlivu malých křovin na vegetaci v místní krajině, přičemž jsem z tohoto důvodu na přelomu května a června 2012 založil pokus poblíž české vesnice Svatá Helena v rumunském Banátu.

6.1 Design pokusu

Předmětem pokusu jsou malé trnité křoviny o výšce cca 30 cm roztroušené po celé ploše pastviny poblíž vesnice, přičemž cílem je zjistit, jestli a jakým způsobem se změní okolní

vegetace na jejich stanovišti po jejich odstranění a jakým způsobem se změní vegetace v místě, kde křovina původně nebyla.

V pastvině byly vyhledány dvojice jednotlivých křovin stejného druhu o dané velikosti blízko u sebe. Každý z těchto dvou jedinců se stal středem stálé čtvercové plochy pro opakované fytoocenologické snímkování o straně 30 cm. Po zaznamenání prvních snímků byla křovina z jednoho čtverce na základě losu odstraněna (Obr. 5, rubus2A), druhý čtverec byl ponechán v původním stavu jako kontrolní plocha (Obr. 5, rubus2B).

K dvojici těchto čtverců patří ještě dvojice stejně velkých stálých ploch v blízkém okolí, v nichž se křoviny nevyskytují. Na základě losu byla potom v jednom z těchto čtverců vytvořena „umělá křovina“ navršením a zajištěním menšího množství suchých, převážně trnitých větví, které plní mechanickou ochrannou funkci křoviny (Obr. 5, rubus2K2). Druhá plocha byla opět ponechána v původním stavu jako kontrolní (Obr. 5, rubus2K1).

Každá stálá plocha byla označena zatlučením hřebíků do vrcholů čtverce a poloha jednotlivých ploch čtveřice byla vzdáleností a azimutem přiřazena ke společnému bodu, jehož poloha byla zaznamenána pomocí GPS (Obr. 5, rubus2(švestka)).



Obr. 5: Design založeného pokusu.

Vzhledem k tomu, že z trnitých křovin se na zkoumané ploše velmi často vyskytují hloh (*Crataegus sp.*), trnka (*Prunus spinosa*) a ostružiník (*Rubus sp.*), bylo založeno 6 čtveřic stálých ploch pro každý druh, tedy 72 stálých ploch. Fytocenologická data sebraná z ploch, na kterých se původně vyskytovaly křoviny (celkově 36 ploch), budou využita ke zjištění vlivu vymizení křovin na strukturu vegetace a zároveň poslouží pro porovnání vlivu jednotlivých druhů křovin. Data ze zbývajících 36 ploch, na kterých se křoviny původně nevyskytovaly, poslouží k posouzení vlivu vzniku uměle vytvořených křovin na okolní vegetaci. Sběr dat bude opakován v následujících dvou letech jednou ročně.

7. Závěr

Závěrem by bylo vhodné shrnout několik hlavních myšlenek celé bakalářské práce. Uchycování dřevin v pastevní krajině je do velké míry ovlivněno existencí ochranných struktur jako shluky nepoživatelných bylin a shluky již uchycených křovin, které mění mikroklima a další environmentální podmínky stanoviště a poskytují semenáčkům ochranu před pastvou procesem asociační rezistence. Asociační rezistence je vlastně jev, při němž dochází k částečnému omezení kompetice mezi nepoživatelnými rostlinnými druhy schopnými bránit se pastvě a poživatelnými druhy, které toho schopny nejsou. Zároveň s tím vzrůstá význam ochranné funkce nepoživatelných bylin nebo křovin, které tak zlepšují podmínky pro růst poživatelného druhu na daném stanovišti oproti podmínkám stanoviště bez ochranných struktur. Tento jev je potom klíčovým faktorem, jenž řídí proces cyklické sukcese a ovlivňuje tak heterogenitu a dynamiku celé pastevní krajiny, přičemž ale vždy závisí na druhu pasených zvířat a zvoleném pastevním systému, se kterým do značné míry souvisí prostorová distribuce pastvy a její intenzita.

V tomto směru jsou velice hodnotným typem vegetace pastevní lesy, které jsou velmi podobné původnímu stavu vegetace před počátkem výraznějšího využívání krajiny člověkem a vyznačují se vysokou prostorovou heterogenitou a diverzitou vegetace. Pro dlouhodobé udržení takové krajiny a s ní spojené heterogenity je role dřevin klíčová a nenahraditelná.

Seznam použité literatury:

- ADLER P. B., RAFF D. A., LAUENROTH W. K. (2001): The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465 – 479.
- ALEXANDER R. T. (1985): Effect of sheep grazing regime on performance of mature prairie grass. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* 46: 151 – 156.
- ANDREW N. L. (1993): Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure in reefs in temperate Australia. *Ecology* 74(2): 292 – 302.
- BAKKER E. S., OLFF H., GEICHMAN J. M. (2009): Contrasting effects of large herbivore grazing on smaller herbivores. *Basic and Applied Ecology* 10: 141 – 150.
- BAKKER E. S., OLFF H., VANDENBERGHE C., MAEYER K. De, SMIT R., GLEICHMAN J. M., VERA F. W. M. (2004): Ecological Anachronisms in the Recruitment of Temperate Light-demanding Tree Species in Wooded Pastures. *Journal of Applied Ecology* 42(3): 571 – 582.
- COSYNS E., CLAERBOUT S., LAMOOT I., HOFFMANN M. (2005): Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecology* 178: 149 – 162.
- COSYNS E., HOFFMANN M. (2005): Horse dung germinable seed content in relation to plant species abundance, diet composition and seed characteristics. *Basic and Applied Ecology* 6: 11 – 24.
- COUVREUR M., VERHEYEN K., VELLEND M., LAMOOT I., COSYNS E., HOFFMANN M., HERMY M. (2008): Epizoochory by large herbivores: merging data with models. *Basic and Applied Ecology*: 204 – 212.
- D'HONDT B., D'HONDT S., BONTE D., BRYNS R., HOFFMANN M. (2012): A data-driven simulation of endozoochory by ungulates illustrates directed dispersal. *Ecological Modelling* 230: 114 – 122.
- DUMONT B. (1997): Diet preferences of herbivores at pasture. *Annales de Zootechnie* 46: 105 - 116.
- FEDRIANI J. M., MANZANEDA A. J. (2005): Pre- and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology* 16: 1018 – 1024.
- FLORES J., JURADO E. (2003): Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911 – 916.
- GORDON I. J. (2003): Browsing and grazing ruminants: are they different beasts? *Forest Ecology and Management* 181: 13 – 21.
- HAY M. E. (1981): Herbivory, algal distribution and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *The American Naturalist* 118(4): 520 -540.

- HEJCMAN M., PAVLŮ V., KRAHULEC F. (2002): Pastva hospodářských zvířat a její využití v ochranářské praxi (Livestock grazing and its use in nature conservation). Zprávy České botanické společnosti 37(2): 203 – 216.
- HERBEN T., DURING H. J., LAW R. (2000): Spatio-temporal patterns in grassland communities. In: Dieckmann U., Law R., Metz J. A. J. (Eds.), The geometry of ecological interactions. Simplifying spatial complexity. (pp. 48 – 64). Cambridge University Press, Cambridge.
- HOBBS N. T., SWIFT D. M. (1985): Estimates of habitat carrying capacity incorporating explicit nutritional constraints. J. Wildl. Manage 49(3): 814 – 822.
- HÖRNBERG G., OHLSON M., ZACKRISSON O. (1997): Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. Canadian Journal of Forest Research 27: 1015 – 1023.
- HILTBRUNNER D., SCHULZE S., HAGEDORN F., SCHMIDT M. W. I., ZMMERMANN S. (2012): Cattle trampling alters soil properties and changes soil microbial communities in a Swiss sub-alpine pasture. Geoderma 170: 369 – 377.
- CHYTRÝ M. (ed.) (2010): Vegetace České republiky, 1. Travná a keříčková vegetace. Academia, Praha. 526 s.
- JEFFERIES R. L., KLEIN D. R., SHAVER G. R. (1994): Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. Oikos 71(2): 193 – 206.
- JENSEN A. M., GÖTMARK F., LÖF M. (2012): Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. Forest Ecology and Management 266: 187 – 193.
- KLEYER M., BIEDERMANN R., HENLE K., OBERMAIER E., POETHKE H. J., POSCHLOD P., SCHRÖDER B., SETTELE J., VETTERLEIN D. (2007): Mosaic cycles in agricultural landscapes of Northwest Europe. Basic and Applied Ecology 8: 295 – 309.
- MLÁDEK J. (2003): Vliv pastvy na biodiverzitu lučních porostů MZCHÚ v CHKO Bílé Karpaty. Zpráva dílčího úkolu grantu VaV610/10/00 za roky 2000-2003. Veselí nad Moravou, 94s.
- MLÁDEK J., PAVLŮ V., HEJCMAN M., GAISLER J. (eds.) (2006): Pastva jako prostředek údržby trvalých travních porostů v Chráněných územích. VÚRV Praha, 104s.
- OLFF H., RITCHIE M. E. (1998): Effects of herbivores on grassland plant diversity. Tree 13(7): 261 - 265.
- OLFF H., VERA F. W. M., BOKDAM J., BAKKER E. S., GLEICHMAN J. M., MAEYER K. DE, SMIT R. (1999): Shifting Mosaics in Grazed Woodlands Driven by the Alternation of Plant Facilitation and Competition. Plant Biology 1: 127 – 137.
- PAKEMAN R. J., SMALL, J. L. (2009): Potential and realised contribution of endozoochory to seedling establishment. Basic and Applied Ecology 10: 656 – 651.

- PEARSON C. J., ISON R. L. (1997): *Agronomy of Grassland Systems – 2. vydání*. Cambridge University Press, New York. 222 s.
- PICKUP G., BASTIN G. N., CHEWINGS V. H. (1998): Identifying trends in land degradation in non-equilibrium rangelands. *Journal of Applied Ecology* 35: 365 – 377.
- PUTZ F. E., CANHAM D. (1992): Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* 49: 267 – 275.
- RAO S. J., IASON G. R., HULBERT I. A. R., ELSTON D. A., RACEY P. A. (2003): The Effect of Sapling Density, Heather Height and Season on Browsing by Mountain Hares on Birch. *Journal of Applied Ecology* 40(4): 626 – 638.
- SENFT R. L., COUGHENOUR M. B., BAILEY D. W., RITTENHOUSE L. R., SALA O. E., SWIFT D. M. (1987): Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies. *BioScience* 37(11): 789 - 799.
- SCHEPER J., SMIT C. (2011): The role of rodents in the seed fate of a thorny shrub in an ancient wood pasture. *Acta Oecologica* 37: 133 – 139.
- SMIT C., BAKKER E. S., APOL M. E. F., OLFF H. (2010): Effects of cattle and rabbit grazing on clonal expansion of spiny shrubs in wood-pastures. *Basic and Applied Ecology* 11: 685 – 692.
- SMIT C., BÉGUIN D., BUTTLER A., MÜLLER-SHÄRER H. (2005): Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science* 16: 209 – 214.
- SMIT C., GUSBERTI M., MÜLLER-SHÄRER H. (2006a): Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management* 237: 471 – 477.
- SMIT C., OUDEN J. den, MÜLLER-SHÄRER H. (2006b): Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43: 305 – 312.
- SMIT C., RUIFROK J. L. (2011): From protege to nurse plant: establishment of thorny shrubs in grazed temperate woodlands. *Journal of Vegetation Science* 22: 377 – 386.
- SMIT C., VANDENBERGHE C., OUDEN J. den, MÜLLER-SHÄRER H. (2007): Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152: 265 – 273.
- SORENSEN A. E. (1981): Interactions between Birds and Fruit in a Temperate Woodland. *Oecologia* 50(2): 242 – 249.
- STOCKDALE C. R., KING K. R. (1983): Effect of stocking rate on the grazing behaviour and fecal output of lactating dairy cows. *Grass and Forage Science* 38: 31 – 39.

- TALLOWIN J. R. B. (1985): Herbage losses from tiller pulling in a continuously grazed perennial ryegrass sward. *Grass and Forage Science* 40: 13 – 18.
- TEAGUE W. R., DOWHOWER S. L., BAKER S. A., HAILE N., DeLAUNE P. B., CONOVER D. M. (2011): Grazing management impacts on vegetation, soil biota and soil chemical, physical and hydrological properties in tall grass prairie. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 141: 310 – 322.
- TURNER M. G. (1987): Effects of Grazing by Feral Horses, Clipping, Trampling, and Burning on a Georgia Salt Marsh. *Estuaries*, 10(1): 54-60.
- VANDENBERGHE C., FRELÉCHOUX F., MORAVIE M. A., GADALLAH F., BUTTLER A. (2007): Short-term effects of cattle browsing on tree sapling growth in mountain wooded pastures. *Plant Ecology* 188: 253 – 264.
- VANDENBERGHE C., SMIT C., POHL M., BUTTLER A., FRELÉCHOUX F. (2009): Does the strength of facilitation by nurse shrubs depend on grazing resistance of tree saplings? *Basic and Applied Ecology* 10: 427 – 436.
- VEEN P., JEFFERSON R., SMIDT J. de, STRAATEN J. van der (eds.) (2009): *Grasslands in Europe of high nature value*. KNNV Publishing, Zeist, The Netherlands. 320 pp.
- VERA F. W. M. (2000): *Grazing Ecology and Forest History*. CABI Publishing, New York. 506 s.
- WAL R. van der, WIJNEN H. van, WIEREN S. van, BEUCHER O., BOS D. (2000): On facilitation between herbivores: How Brent Geese profit from brown hares. *Ecology* 81(4): 969 – 980.
- WATT A. S. (1947): Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35(1-2): 1 – 22.
- WELTZIN J. F., ARCHER S., HEITSCHMIDT R. K. (1997): Small mammal regulation of vegetation structure in a temperate Savanna. *Ecology* 78: 751–763.
- WILSON J. B. (1988): Shoot Competition and Root Competition. *Journal of Applied Ecology* 25(1): 279 – 296.