

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky

Oddělení geobotaniky



**Faktory určující rozšíření druhů suchých
trávníků**

Dana Průchová, Bc.

Diplomová práce

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, PhD.

Praha 2010

Abstract

Factors determining distribution of species in semi-natural grasslands

Survival and colonization of plant species in fragmented landscapes are topic of many recent studies. Most of them deal with one or just a few species or with overall species diversity. There are also a lot of studies devoted to the effect of abiotic characteristics and other parameters of fragmented habitat patches. Studies that would enable to evaluate behaviour of a large number of individual species are still relatively rare, especially in case of grassland species. Comparison of species traits in conjunction with the knowledge of type of historical land use and abiotic requirements of species can be a key to understanding of current species dispersal and their regional dynamic in fragmented landscape. This method of prediction of species dispersal can be a good implement for landscape planning and conservation of species and also their habitats.

Goal of my thesis was to determine which traits of species influence response of species on land-use history in fragmented habitat of dry grasslands. I tried to use effect of land-use history without effect of environmental factors on species composition in phytosociological relevés. Then I tried to explain the reaction of species through their traits. I focused partially on traits connected with long-distance dispersal (seed mass, presence of pappus, terminal velocity, coherence of seeds, endozoochory rate), partially on traits connected with survival (germination, demands on habitat in form of Ellenbergs values) and on trait connected with both (onset, duration and end of flowering, height of plant). I also compared the results of my work with species composition in whole localities. Supplementary question was to determine which species traits are responsible for the occurrence frequency of species.

Results of the thesis confirm that land-use history, particularly the more recent, has significant effect on species composition. Species bound to lands that used to be forest are more xerophilous and have heavier seeds without pappus that are best adapted to exozoochory in contrast with species from former fields. Species from former fields are in contrast with all other types of managements

(forest, path, pasture and balk) higher, less continental, more hydrophilic with higher claims on soil nutrients and their seeds are adapted on anemochory through presence of pappus and lower terminal velocity.

Species that are in relevés more often are lower, more xerophilic, subcontinental, with early onset of flowering, have lower demands on nutrients and their seeds are adapted on exozoochory but worse on anemochory.

Results differ a bit among levels of relevés and whole localities, in relevés come out more traits connected with persistence.

Key-words: semi-natural grasslands, plant traits, seed dispersal, land-use history, field.

Abstrakt

Faktory určující rozšíření druhů suchých trávníků

Přežívání a rekolonizace druhů rostlin ve fragmentované krajině jsou v současné době náplní velkého množství prací. Většina z nich se zabývá celkovou druhovou diverzitou nebo pouze jedním či několika málo druhy. Také existuje mnoho prací věnujících se abiotickým faktorům fragmentovaných stanovišť. Studie, které by umožnily zhodnotit chování většího množství jednotlivých druhů, jsou stále poměrně vzácné, zvláště v případě suchých trávníků. Porovnání vlastností druhů ve spojení se znalostmi způsobu využití půdy v minulosti a abiotických nároků druhů může být klíčem k pochopení současného rozšíření druhů a jejich regionální dynamiky ve fragmentované krajině.

Cílem mé práce je určit druhové vlastnosti, které mají vliv na odpověď druhů na management v minulosti. Za tím účelem jsem od vlivu hospodaření v minulosti odečetla vliv abiotických faktorů stanoviště a vliv managementu jsem pak vztáhla na druhové složení ve fytoecologických snímcích. To jsem se pak pokusila vysvětlit vlastnostmi jednotlivých druhů. Vlastnosti druhů, na které jsem se soustředila, souvisely s šířením (hmotnost semen, prezence chmýru, terminal velocity, přilnavost semen, míra endozoochorie) a s perzistencí druhu (klíčení, nároky druhů na prostředí v podobě Ellenbergových čísel) nebo s obojím (počátek, doba a konec kvetení, výška rostliny). Měla jsem navíc příležitost porovnat výsledky ze snímků s výsledky z celých lokalit. Také jsem se pokusila zjistit, které druhy mají vliv na frekvenci výskytu druhů.

Práce potvrdila, že změny ve způsobu managementu v historii (především té nedávné) hrají v druhovém složení prokazatelnou roli. Druhy vázané na bývalé lesy jsou oproti druhům vázaným na bývalá pole suchomilnější, produkují spíše těžší semena bez chmýru adaptované hlavně na přenos exozoochorií a vykazují menší potenciál pro šíření větrem a vzdušnými proudy. Druhy vázané na bývalá pole jsou oproti těm vázaným na ostatní typy managementu (les, pastvina, mez, cesta) vyšší, méně kontinentální, vlhkomilnější, mají vyšší nároky na živiny a jejich diaspory jsou adaptovány především na šíření za pomoci anemochorie, díky prezenci chmýru a nižší terminal velocity.

Častěji se ve snímcích vyskytovaly nižší, časně kvetoucí, světlomilné, subkontinentální druhy s menšími nároky na živiny a se semeny dobře přizpůsobenými pro endozochorii, méně však k anemochorii či exozochorii.

Rozdíly ve výsledcích mezi úrovněmi ploch nebyly příliš výrazné, ve snímcích ale bylo většinou více průkazných vlastností týkajících se perzistence druhů, zřejmě díky větší homogenitě snímků oproti lokalitám.

Klíčová slova: polopřirozené trávníky, vlastnosti rostlin, šíření, historie managementu, pole.



Obr. 1: Pohled na kostel v Křešicích a vrch Křemín, červenec 2009.

Chtěla bych poděkovat vedoucí své práce Zuzce Münzbergové, asi především za trpělivost, Lucce Hemrové za mapové podklady, ale hlavně za příjemnou společnost v terénu a v neposlední řadě Frídě za stálou a věrnou asistenci.

Obsah

ABSTRACT	1
ABSTRAKT	3
1 ÚVOD	7
2 METODIKA.....	14
2.1 PARAMETRY STANOVIŠTĚ	14
2.2 SBĚR DAT	15
2.2.1 <i>Sběr fytoocenologických snímků</i>	15
2.2.2 <i>Výběr druhů</i>	17
2.3 SLEDOVANÉ PARAMETRY ROSTLIN.....	18
3 VÝSLEDKY	22
3.1 FYTOCENOLOGICKÉ SNÍMKY	22
3.2 ANALÝZY S FYTOCENOLOGICKÝMI SNÍMKY.....	23
3.3 ANALÝZY S VLASTNOSTMI DRUHŮ	30
4 DISKUZE.....	57
4.1 VLIV PARAMETRŮ PROSTŘEDÍ NA DRUHOVÉ SLOŽENÍ VE SNÍMCÍCH.....	57
4.2 VLIV VYUŽITÍ PŮDY V MINULOSTI NA DRUHOVÉ SLOŽENÍ VE SNÍMCÍCH	58
4.3 JAK SPOLU KORELUJÍ JEDNOTLIVÉ DRUHOVÉ VLASTNOSTI?.....	59
4.4 JAKÉ DRUHOVÉ VLASTNOSTI NEJLÉPE VYSVĚTLUJÍ REAKCI DRUHŮ NA HISTORII STANOVIŠTĚ?	60
4.5 JAKÉ VLASTNOSTI DRUHŮ NEJLÉPE VYSVĚTLUJÍ REAKCI DRUHŮ NA BÝVALÁ POLE?	63
4.6 JAK ZÁVISÍ FREKVENCE VÝSKYTU DRUHU NA VLASTNOSTECH ROSTLIN?	65
5 ZÁVĚR.....	69
6 CITOVANÁ LITERATURA.....	71

1 Úvod

Suché trávníky jsou jedním z druhově nejbohatších rostlinných společenstev střední Evropy a vyskytuje se v nich řada vzácných druhů (Poschlod et Wallis De Vries, 2002; Butaye et al., 2005). Stejně jako jiná společenstva jsou i tyto trávníky ovlivněny změnami managementu v minulosti, které intenzivněji probíhaly během minulého století. V důsledku těchto změn došlo k jejich fragmentaci. Ta je spojena s redukcí rozlohy stanovišť, se zvýšením jejich izolovanosti, změnou stanovištní kvality a se zvýšením vlivu okolního matrix krajiny (Harrison et Bruna, 1999; Eriksson et Ehrlén, 2001; Krauss et al., 2004). V důsledku fragmentace a procesů, které ji doprovázejí, dochází v suchých trávnících ke snižování druhové diverzity (Cousins et Eriksson, 2002).

Díky fragmentaci a nárůstu izolovanosti není distribuce druhů v rovnováze s uspořádáním dnešních stanovišť. Redukce ploch snižuje velikost lokálních populací, a tím zvyšuje riziko jejich extinkce. Tento úbytek druhů není vyvážen dostatečnou mírou kolonizace kvůli zvýšené izolovanosti (Cousins et Eriksson, 2002). Mnoho druhů tak zůstává jen ve zbytkových populacích nebo přežívá na okrajových či nových stanovištích, jako jsou okraje cest či ostrůvky v polích. Schopnost druhu kolonizovat stanoviště závisí nejen na dostupnosti diaspor, ale také na schopnosti usídlit se a udržet se na daném stanovišti (Eriksson, 1996; Hanski 1997; Ehrlén et Eriksson, 2000; Franzén, 2001).

S fragmentací přichází i změna podmínek na stanovišti, což může vést opět k vyššímu riziku extinkce, např. zvyšující se dominance druhů schopných lépe kompetitovat. S tím souvisí i zvyšující se množství běžných druhů ve fragmentovaných trávnících, zatímco vzácné druhy se stávají ještě vzácnějšími. Kolonizace a množství generalistů v trávnících stále vzrůstá (Kiviniemi et Eriksson, 2002), částečně jako důsledek jejich zvyšující se zdrojové populace na stanovišti a částečně díky zvyšující se invazibilitě trávníků, která poroste do doby, než se původní druhy ze stanovišť vytratí (Lyons et Schwartz, 2001). Úbytek druhů byl zaznamenán např. na místech se zvyšující se dominancí *Brachypodium pinnatum*. Pro výskyt tohoto druhu je charakteristické zvýšené množství a dostupnost živin v půdě (především dusíku), zvyšující se depozice opadu a snížená dostupnost světla. Není ale jasné, jestli je zvyšující se dominance

Brachypodia důsledkem zvýšeného množství dusíku v půdě v důsledku hnojení, nebo jestli je zvýšená hladina dusíku výsledkem vyššího ukládání opadu *Brachypodia* (Bobbink et al., 1988; Hurst et John, 1999).

Stupeň a způsob ovlivňování druhového složení vegetace fragmentací závisí jak na podmínkách stanoviště, tak na vlastnostech jednotlivých druhů rostlin (Dupré et Ehrlén, 2002; Kolb et Diekmann, 2005). V poslední době je nezanedbatelný vliv přičítán i způsobu využití půdy v minulosti a kontinuitě managementu (např. Austrheim et al., 1999; Pärtel et Zobel, 1999, Bruun et al., 2001, Cousins et Eriksson, 2001, 2002, Johansson et Ehrlén, 2003, Lindborg et al., 2005) a územnímu propojení s okolní krajinou (Tremlová et Münzbergová, 2007).

Pro odhad perspektivy druhů rostlin v dnešní fragmentované krajině je potřeba vědět, jak různé druhy reagují na změny ve způsobu hospodaření s půdou. Některé druhy jsou schopny rychlé reakce, a mohou tak záhy obsadit např. nově opuštěná pole. Jiné druhy naopak odpovídají na změny pomalu, a tak mohou v dynamické krajině pomalu ubývat. Většinu druhů suchých vápnomilných trávníků tvoří vytrvalé druhy (Sammul et al., 2003), které na změny v land use obecně odpovídají pomaleji než druhy krátce žijící (Eriksson et Ehrlén, 2001).

Pro pochopení toho, proč se druhy v odpovědi na změny rozcházejí, je potřeba znát jejich vlastnosti. To nám zároveň poskytne odpověď na otázku, proč se stářím odlišná stanoviště s různým stupněm fragmentace liší druhovým složením. Pro studium druhů ve fragmentované krajině je důležité znát nejen vlastnosti druhů související s šířením pro odhad schopnosti druhu kolonizovat, ale i vlastnosti týkající se vytrvalosti rostliny ve vegetativním stavu pro odhad schopnosti přežít na daném stanovišti. Ve své práci jsem se snažila zaměřit na oba typy vlastností. Můj výběr byl zároveň zúžen možností vybrané vlastnosti změřit, případně je získat z literatury.

Výsledky práce Maurer et al. (2003) ukázaly, že pro frekvenci výskytu na vápnomilných trávnících jsou důležitější vlastnosti druhů zvyšující persistenci, než vlastnosti spojené s šířením. Druhy s časným počátkem a delší dobou kvetení, klonální životní formou a těžšími semeny se objevovaly častěji než ostatní.

Naopak vlastnosti spojené s šířením (např. terminal velocity) průkazné nebyly. Z toho můžeme vyvodit domněnku, že kolonizace zbytků trávníků šířením je neprůkazná kvůli nedostatku výměny semen mezi populacemi. Tuto domněnku podporuje i práce Verkaar et al. (1983), ve které dospěl k závěru, že většina semen druhů suchých trávníků dosáhne země do vzdálenosti od 0,3 do 3,5 m od mateřské rostliny. Pozdější studie ukázaly, že schopnost druhů šířit se je sice omezená, ale díky různým disperzním činitelům, jako je vítr, zvířata či lidé, se semena rozšíří na mnohem větší vzdálenosti (např. Poschlod et al., 1998).

Nejvyšší zastoupení druhů přizpůsobených anemochorii, šíření se za pomoci větru a vzdušných proudů, je na otevřených stanovištích (Poschlod et al., 1998; Ozinga et al., 2004), nejspíše kvůli lepší přístupnosti větru. Významným parametrem pro měření anemochorie je terminal velocity, což je maximální rychlost, kterou semeno dosáhne při pádu v klidném bezvětří (Thompson, 2005). Tento způsob disperze souvisí s výškou rostliny, hmotností semene a různými přídatnými strukturami, např. chmýrem či křidélky.

Kromě již zmíněného způsobu šíření větrem (anemochorie) je pro trávníky důležité dálkové šíření za pomoci zvířat, čemuž napovídá i v minulosti časté využití trávníků jako pastvin. Přirozeně se na nich vyskytují i jiná zvířata, jako srny, divoká prasata, ptáci aj. Semena mohou být zvířaty přenášena dvěma způsoby, přichycením semen na jejich srsti (exozoochorie) a spásáním (endozoochorie). Fischer et al. (1996) potvrdil, že pastva může snížit efekt izolovanosti mezi trávníky právě díky ulpívání semen na srsti ovce, přitom největší vliv na přichycení semen má výška rostliny. Tímto způsobem může být přenášeno více jak 50 % druhů suchých trávníků, nejen ty s přídatnými strukturami. Právě pastva je jedním z nejvíce doporučovaných typů managementu pro suché trávníky.

Efekt endozoochorie kromě transportu semen spočívá ve změně klíčivosti a případném přerušení dormance prostřednictvím průchodu traktem zvířete (Slavíková, 1986; Barnea et al., 1991). Měření těchto vlastností je problematické, a proto je v mnoha studiích přistoupeno k simulacím, např. přilnutí semen na již vyčiněnou srst (Münzbergová 2004, Kleyer et al., 1996). Tento přístup jsem pro časový limit a lepší dostupnost zvolila i ve své práci.

Mnoho rostlinných druhů není přizpůsobeno jen pro jeden způsob šíření a kombinuje více disperzních činitelů (polychorie). Průměrné číslo potenciálních činitelů šíření pro jeden druh je nejvyšší v otevřených společenstvech s vysokou dostupností světla, tyto druhy mají tedy více příležitostí k šíření se na velké vzdálenosti a jsou zároveň méně závislé na jednom konkrétním činiteli (Ozinga et al., 2004). Polychorní druhy také převládají na místech s rozsáhlými a intenzivními disturbancemi (Grime, 2001).

Kromě již zmíněných parametrů šíření jsem si mezi vlastnostmi druhů vybrala hmotnost semen, jejich klíčivost, výskyt či absenci přídatných struktur, výšku rostlin, počátek, konec a celkovou dobu kvetení druhů a Ellenbergovy hodnoty.

Pro kolonizaci a udržení se na stanovišti je důležité nejen šířit se v prostoru, ale i v čase, k čemuž slouží semenná banka. Původně jsem měla v úmyslu ji mezi parametry zařadit. Vzhledem k časovému limitu a počtu druhů ve své práci jsem ji však neměřila a databáze a literatura o ní poskytují údaje jen pro malé množství druhů. Proto jsem nakonec musela od tohoto parametru upustit. Nemělo by to významně vadit, protože typické travníkové druhy se nevyznačují trvalou semennou bankou, je typická spíše pro jednoleté a krátce žijící druhy (Jackel et Poschlod, 2000; Begon et al., 1990) a ani v diplomové práci Tremlové-Blažkové (2005) nevyšla jako průkazný parametr.

Dalším důležitým činitelem pro druhové složení travníků jsou faktory stanoviště. Pro moji diplomovou práci slouží k odfiltrování vlivu prostředí od efektu způsobu využití půdy v minulosti. Snažila jsem se vybrat ty, které by mohly o distribuci druhů něco vypovídat, jako jsou rozloha lokality, sklon, geologie, potenciální radiace v květnu a prosinci, wetness index a data BPEJ (Bonitovaná půdně ekologická jednotka). Mezi významné parametry patří i izolovanost či propojenost stanovišť, jejichž efekt se ukazuje někdy jako silnější než rozloha stanoviště. V interakci s izolovaností lokality má průkazný vliv na obsazenost lokality dolet semen. (Münzbergová et Tremlová, 2007). Tento faktor je však špatně slučitelný s účelem mé práce. Izolovanost totiž popisuje strukturu krajiny a ne stav každého stanoviště a já jsem druhové složení studovala na úrovni fytoecologických snímků a ne celých lokalit. Navíc jsem pracovala s jednotkami

definovanými historií a na jedné lokalitě jsem často sebrala více snímků. Proto jsem izolovanost zanedbala.

Vztah mezi faktory prostředí a distribucí druhů je také závislý na měřítku a liší se mezi semenáčky a dospělými. Zatímco abiotické faktory jsou hlavními determinanty distribuce semenáčků, výskyt dospělých jedinců je nejlépe předpověditelný výskytem jiných druhů. To napovídá tomu, že distribuce druhů v krajině v současnosti je determinovaná hlavně historickými faktory (Münzbergová et Tremlová, 2007).

Dopad způsobu managementu v minulosti na distribuci druhů je zdokumentován především pro lesní druhy (Mozkin et al., 1996; Bellemare et al., 2001; Jacquemyn et al., 2003 aj.). Práce věnované vlivu využití půdy v minulosti na nelesní vegetaci, které by byly rozsahem srovnatelné se zmiňovanými výzkumy lesů, zatím stále chybí.

Mnoho autorů soudí, že vápnomilné suché trávníky existovaly už před usídlením člověka, ale jen na malých ploškách v extrémních přírodních podmínkách, např. na strmých výchozech skal. Nebyly však identické s dnešními rostlinnými společenstvy, což není nijak překvapující, vzhledem k tomu, že téměř všechny dnešní vápnomilné trávníky jsou polopřirozené. Jejich historie je velmi různorodá, jelikož pocházejí z jiných období a navíc byly založeny na různých typech managementu (Poschlod et Wallis De Vries, 2002). Trvá několik desetiletí, než vytrvalé druhy úplně lokálně vymizí po opuštění polopřirozeného trávníku (Eriksson et Ehrlén, 2001).

Přežívání druhů ve fragmentované krajině je dnes náplní řady prací (Jackel et Poschlod, 2000; Soons et Heil, 2002). Většina z nich se zabývá celkovou druhovou diverzitou (Austrheim et al., 1999; Bruun, 2000) nebo pouze jedním či několika málo druhy (Geertsema et al., 2002; Herben et al., 2005). Studie, které by umožnily zhodnotit chování většího množství jednotlivých druhů, jsou stále poměrně vzácné, a přitom neméně přispívají k poznání regionální dynamiky druhů. Srovnání vlastností rostlin spolu se znalostmi historie krajiny a nároků druhů na prostředí může být klíčem k pochopení současného rozšíření druhů a o to jsem se pokusila ve své práci. Taková metoda predikce rozšíření druhů by se

mohla stát užitečným nástrojem pro územní plánování a ochranu druhů i stanovišť.

Má práce navazuje na dvě souběžně uskutečněné diplomové práce, jejichž tématem bylo dnešní rozšíření druhů suchých trávníků na Litoměřicku (Blažková-Tremlová, 2005; Chýlová, 2005). Práce Chýlové (2005) ukázala, že suché trávníky na Litoměřicku jsou společenstva s prudkými změnami v managementu za relativně krátkou dobu. Distribuce druhů je velmi determinovaná přírodními podmínkami, ale management v historii má také průkazný vliv. U mnoha druhů je tento vliv dokonce silnější než vliv přírodních faktorů.

Blažková-Tremlová (2005) vysledovala mnoho silných vztahů mezi vlastnostmi druhů spojených s šířením i růstem a distribucí druhů v krajině, stejně jako pozitivní vztahy mezi obsazeností lokalit a anemochorií a negativními vztahy mezi obsazeností lokalit a dormancí semen. Směry těchto vztahů se nicméně často měnily po použití fylogenetické korekce. Ukázalo se, že výsledky bez fylogenetické korekce mohou být lépe využity v případě predikce distribuce pro větší skupiny druhů, zatímco s fylogenetickou korekcí jsou vhodnější pro predikci mezi menšími skupinami mladších druhů. Výsledky také závisely na způsobu výpočtu izolovanosti lokalit. Jako nejlepší prediktor se ukázala izolovanost vypočítaná jen z obsazených stanovišť, což napovídá pomalé dynamice druhů.

Z předchozích dvou diplomových prací mám k dispozici soupisy druhů ze všech lokalit, které udávají prezenci / absenci druhů suchých trávníků s předem sestaveného seznamu. Díky tomu mám možnost studovat vliv vlastností rostlin jak na rozšíření druhů na celých lokalitách, tak i na druhové složení ve fytocenologických snímcích.

Konkrétně chci zodpovědět následující otázky týkající se vlivu historického hospodaření na druhové složení trávníků:

Jak abiotické faktory lokalit a jejich management v minulosti ovlivňuje druhové složení suchých trávníků?

Jaké druhové vlastnosti nejlépe vysvětlují reakci druhů na historii stanoviště?

Jak se tyto výsledky liší při použití druhových soupisů a fytocenologických snímků?

Kromě toho si kladu další doplňující otázky:

Jak jsou jednotlivé vlastnosti druhů korelovány mezi sebou?

Jak závisí frekvence druhu v krajině na jeho vlastnostech?

2 Metodika

2.1 Parametry stanoviště

Zájmový okruh mé DP tvoří druhy suchých širokolistých trávníků svazu *Bromion erecti* na Litoměřicku. V této oblasti bylo v rámci vymezování soustavy NATURA 2000 vymapováno více než 400 takových lokalit. Podle katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2001) jde o jednotky T3.4D a C. Má DP vychází především z výběru 215 lokalit, které podrobněji přemapovaly Kateřina Blažková-Tremlová a Tereza Chýlová během let 2003 až 2005 a které tvoří souvislé území.

Studované lokality svazu *Bromion erecti* leží v Českém termofytiku na pravém břehu řeky Labe, ve fytogeografickém okrese Lounsko-Labské středohoří, v podokrese Úštěcká kotlina. Jádru tohoto území o rozloze 3,24 ha je od roku 1954 chráněno jako NPP Bílé stráně (Čeřovský et al., 2007). Zájmové lokality se vyskytují na slínitých vápencích křídového stáří s relativně vysokým podílem písčité složky v matečné hornině (Studnička 1980). Zdejší půdy jsou skeletovité, těžké, jílovité, na nejstrmějších svazích s vyplavenou jemnozemi. Převládají tu rendziny (27 %), hojně jsou zastoupeny černozemě (19 %), hnědé půdy (17 %) a hnědozemě (15 %), méně nivní půdy (10 %). Klimaticky spadají lokality do teplé až mírně teplé oblasti s mírnou zimou. Díky srážkovému stínu Krušných hor náleží k nejsušší části České republiky, za rok tu spadne průměrně 450 – 550 mm srážek (Němeček, 1967).

Z hlediska potenciální přirozené vegetace je území řazeno do svazu *Quercion pubescenti - petraeae*, asociace *Brachypodio pinnati – Quercetum*, která osidluje jižně orientované svahy se sklonem až 40°. Zdejším klimaxovým společenstvem je les a náhradními nelesními společenstvy jsou subxerothermní trávníky a lemy třídy *Festuco – Brometea*, na živných substrátech, jedná se hlavně o bohatá společenstva svazu *Bromion* (Neuhäuslová et al., 1998).

Stráně byly dříve přepásány, a tím docházelo k odstraňování křovin. Pozvolný útlum tohoto typu managementu od 60. let 20. století zapříčinil rychlý nárůst přirozené sukcese, zejména zarůstání mírnějších svahů s hlubší půdou křovinami a stromy a ústup vzácných druhů (Čeřovský et al., 2007).

2.2 Sběr dat

První částí práce je terénní sběr dat o složení vegetace za pomoci fytoocenologických snímků poté doplněný o různé abiotické charakteristiky z digitálních mapových podkladů. Další částí práce je měření parametrů 94 vybraných druhů rostlin ze zájmových lokalit důležitých pro schopnost šíření těchto druhů.

2.2.1 Sběr fytoocenologických snímků

Na 106 vybraných lokalitách jsem během léta 2008 a 2009 sebrala 166 fytoocenologických snímků o rozloze 2 x 2 m. V arcGIS 9.3 (ESRI, 2007) jsem rozdělila plochy suchých trávníků na polygony s jednotným využitím půdy v 50. a pak i v 80. letech. Do každého polygonu jsem umístila jeden náhodný bod a v každém místě bodu jsem v terénu sebrala snímek. K odhadu pokryvnosti jsem použila sedmi-stupňovou Braun-Blanquetovu stupnici a souřadnice snímku zaměřila pomocí GPS Garmin GPS map 60CSx. Pro názvy jednotlivých druhů jsem se držela nomenklatury Klíče ke květeně České republiky (Kubát, 2002). Původně jsem odhadovala i sklon a orientaci snímku, nakonec jsem ale pro přesnost tyto údaje získala z digitálních map.

Ke snímkům jsem dodala údaje o způsobu obhospodařování v minulosti, které jsem čerpala z digitálních Státních map odvozených (SMO) zpracovaných T. Chýlovou (2005). Jedná se o SMO přibližně z padesátých (rozmezí dle mapového listu 1951-1954) a osmdesátých (1984-1989) let 20. století, které pro svou DP získala z archivu Českého úřadu zeměměřičského a katastrálního historického hospodaření. Mé snímky spadaly do osmi následujících kategorií využití půdy: pastvina, pole, mez, les, cesta, vinice, chmelnice, násep. Kvůli podobnosti výskytu a pro zjednodušení analýz jsem sloučila kategorie vinice a chmelnice (vichmel). U způsobů využití půdy v 50. letech 20. století zcela chyběly meze, v 80. letech zase vymizely vinice a chmelnice. Náspy v 50. i 80. letech byly obdobné a v mých lokalitách byly tak málo zastoupeny (5 snímků), že jsem je do analýz nezahrnula.

Dále jsem snímky doplnila o některé důležité abiotické charakteristiky z digitálních map: rozloha lokality, sklon, geologie, aspekt, radiace v květnu a prosinci, wetness index a data BPEJ (Bonitovaná půdně ekologická jednotka): klimatické poměry (průměrné roční srážky, průměrná roční teplota, délka suchého období), půdní poměry (typy půd, hloubka půd, skeletovitost), expozice a sklonitost.

Rozlohu jednotlivých lokalit, kde byl snímek sebrán, jsem získala z digitálních map zpracovaných T. Chýlovou v programu arcGIS. Zdrojem dat o sklonu byly digitální mapy vrstevnic, které dal k dispozici Vojenský topografický úřad. Mapy geologie poskytl Geologický ústav AVČR a po sloučení podobně se vyskytujících kategorií se jich ve snímcích vyskytuje sedm. Původní kategorie štěrk, hlína a písek jsem sloučila do stPiHli, jílovec a slínovec do kategorie jíSlin, další kategorie jsou sprašová hlína (sprasHli), opuka, pískovec, sediment a vulkanická brekcie (vulkabre).

Hodnoty potenciální radiace, která byla stanovena pro 21. den každého měsíce od prosince do května, jsem vyčetla z rastrových map poskytnutých Lucíí Hemrovou, která je vytvořila na základě vrstevnic. Ke snímkům jsem přiřadila hodnoty pro dva nejrozdílnější měsíce, květen a prosinec. Obdobným způsobem jsem doplnila i údaje o wetness indexu.

O data BPEJ jsem požádala Výzkumný ústav meliorací a ochrany půdy, v. v. i. Z těchto číselných kódů jsem zjistila půdní poměry (hlavní půdní jednotky, hloubku půd), sklonitost, expozici (rozkódování - 1: rovina všesměrná, 2: jih, 3: východ a západ, 4: sever), skeletovitost a klimatické poměry stanoviště (průměrnou roční teplotu, průměrné roční srážky, délku suchého vegetačního období) (př. Tab. 1). Z typů půd jsem pro malý výskyt (2 snímky) vyloučila nivní glej, zbyly tedy hnědozemě, černozemě, hnědé půdy a rendziny. Klimatické poměry jsem nakonec nepoužila, protože hodnoty pro mé lokality byly velmi málo variabilní.

Tab. 1: Příklad rozkódování BPEJ pro jeden snímek (hlPudJe - hlavní půdní jednotka, sklonit - sklonitost, skeletov - skeletovitost, suchVegO – suché vegetační období, prRocT - průměrná roční teplota, rozraz - průměrné roční srážky, expo - expozice, popud - hloubka půd, cernoz - černozem, hnedoz - hnědozem, rendz - rendziny, hnePud - hnědé půdy)

snímek	BPEJ	hlPudJed	sklonit	skeletov	suchVegO	prRocT	rocSraz	expo
T6B	2.08.40	8	9,5	0	25	8,5	550	3

hloPud	lesy	cernoz	hnedoz	rendz	hnePud
60	0	1	0	0	0

2.2.2 Výběr druhů

Cílem výběru byly pokud možno všechny druhy, které jsou charakteristické pro daný biotop suchých trávníků svazu *Bromion erecti*, a zároveň se nevyskytují běžně v jiných společenstvech. Snažila jsem se také vyvarovat druhů příliš vzácných. Za tímto účelem jsem na několika lokalitách zaznamenávala druhy podle předem sestaveného škrtačího seznamu a vhodné druhy jsem za pomoci školitelky vybrala. Byla jsem ale ovlivněna výběrem druhů z DP K. Blažkové-Tremlové (2005), jejíž některé naměřené parametry jsem ve své DP použila. Výsledkem výběru je 93 druhů rostlin (viz Tab. 2).

Tab. 2: Seznam zkratk 93 druhů, u kterých jsem měřila následující vlastnosti, hnědě druhy, jejichž vlastnosti měřila K. Blažková-Tremlová, zkratky viz Příloha Tab. 1)

<i>Agr eup</i>	<i>Cen jac</i>	<i>Inu hir</i>	<i>Peu cer</i>	<i>Ses ose</i>
<i>Ane syl</i>	<i>Cen sca</i>	<i>Inu sal</i>	<i>Peu ore</i>	<i>Sil alb</i>
<i>Ant ram</i>	<i>Cir aca</i>	<i>Kna arv</i>	<i>Pim sax</i>	<i>Sil vul</i>
<i>Ant vul</i>	<i>Cir eri</i>	<i>Koe pyr</i>	<i>Pla lan</i>	<i>Sol vir</i>
<i>Asp cyn</i>	<i>Cir pan</i>	<i>Las lat</i>	<i>Pla med</i>	<i>Sta rec</i>
<i>Asp tin</i>	<i>Cor vag</i>	<i>Lath pra</i>	<i>Pot hept</i>	<i>Tan cor</i>
<i>Ast ame</i>	<i>Dia car</i>	<i>Leo his</i>	<i>Pri ver</i>	<i>Teu cham</i>
<i>Ast cic</i>	<i>Ery cam</i>	<i>Leu vul</i>	<i>Pru gra</i>	<i>Tra ori</i>
<i>Ast gly</i>	<i>Fal vul</i>	<i>Lin cat</i>	<i>Pru vul</i>	<i>Tri med</i>
<i>Ast lin</i>	<i>Fes rup</i>	<i>Lin fla</i>	<i>Sal nem</i>	<i>Tri mon</i>
<i>Bra pin</i>	<i>Fili vul</i>	<i>Lin ten</i>	<i>Sal pra</i>	<i>Ver teu</i>
<i>Bri med</i>	<i>Gal ver</i>	<i>Lot cor</i>	<i>Sal ver</i>	<i>Vic cra</i>
<i>Bro ere</i>	<i>Gen cil</i>	<i>Med fal</i>	<i>San min</i>	<i>Vic sep</i>
<i>Bup fal</i>	<i>Gen tin</i>	<i>Med var</i>	<i>Sca can</i>	<i>Vio hir</i>

<i>Cam glo</i>	<i>Ger sang</i>	<i>Mel arv</i>	<i>Sca ochr</i>	<i>Cent rhe</i>
<i>Cam rot</i>	<i>Glo bis</i>	<i>Mel nem</i>	<i>Sco his</i>	<i>Inu con</i>
<i>Car vul</i>	<i>Hel gra</i>	<i>Ono spi</i>	<i>Sec var</i>	<i>Pic hie</i>
<i>Cax fla</i>	<i>Hie pil</i>	<i>Ono vic</i>	<i>Ses cae</i>	
<i>Cax tom</i>	<i>Hyp per</i>	<i>Ori vul</i>	<i>Ses hip</i>	

Některé druhy se ale na lokalitách, které jsem procházela, nevyskytovaly v dostatečném množství, nebo jsem se přesně netrefila do doby jejich zralosti. S tímto problémem jsem se vyrovnala objednááním některých semen z firmy Planta naturalis. U těchto druhů jsem některé parametry, jako např. výšku rostlin musela převzít z databází a literatury.

2.3 Sledované parametry rostlin

Pro zjištění konkrétních vlastností druhů rostlin jsem měřila následující parametry:

- a) související perzistencí druhu - výskyt chmýru, klíčivost
- b) související s šířením semen - míra endozoochorie, přilnavost semen
(exozoochorie), terminal velocity (anemochorie),
- c) parametry týkající se obojího – hmotnost semen, výška rostliny.

Semenem v tomto případě myslím část rostliny, která s největší pravděpodobností opouští mateřskou rostlinu. Postupy pro měření jednotlivých vlastností jsou čerpány z databáze LEDA Traitbase (Kleyer et al., 1996), která zaznamenává vlastnosti rostlin severozápadní Evropy. Většinu parametrů jsem po sesbírání semen na lokalitách měřila v Botanickém ústavu AV ČR v Průhonicích, výšku rostlin jsem měřila přímo na lokalitách. Pro druhy zkoumané K. Blažkovou – Tremlovou jsem použila hodnoty z její diplomové práce (2005), a to pro přilnavost semen, terminal velocity, klíčivost a výšku rostlin.

Výskyt přídatných struktur

Přídatné struktury na semenech slouží k usnadnění některého ze způsobů šíření. Může se jednat o chmýr, různé háčky atd. Po prohlédnutí semen jsem pro

jednoduchost druhu rozdělila do dvou skupin, na druhy bez chmýru a s chmýrem (viz příloha Tab. 2 a 3).

Hmotnost semen

Semena jsem vážila na analytických vahách vždy po deseti kusech v pěti opakováních ze tří lokalit. Celkem jsem tedy zvážila 150 semen od každého druhu. U příliš lehkých semen (např. *Gentiopsis ciliata*) jsem semena vážila po dvaceti kusech. Údaj o hmotnosti daného druhu jsem spočítala aritmetickým průměrem (v mg).

Míra endozoochorie a procento živých semen

Míra endozoochorie ukazuje potenciál druhu šířit se za pomoci přenosu semen zvířetem po jejich pozření. Tento parametr jsem zjišťovala simulací průchodu semen trávicím traktem zvířete. Bílé stráně byly v minulosti spásány hlavně ovce, také se zde mohla vyskytovat lesní zvěř (zajíc, srnka atd.). Proto pokus simuluje savčí trávicí trakt. Semena by zde samozřejmě mohli v traktu transportovat i ptáci, ale vzhledem k velkému množství měřených druhů a k neatraktivnosti většiny semen pro ptáky, jsem tuto možnost zanedbala.

Semena použitá v experimentu nebyla dormantní. Pokus se skládal ze dvou částí: zpracování mechanického napodobujícího žvýkání v ústní dutině a zpracování chemického simulujícího trávení a průchod semen zvířecím traktem.

Potřebovala jsem 5 sad semen po 150 kusech ze tří lokalit od každého druhu (tzn. 2250 semen jednoho druhu). Na třech sadách semen jsem simulovala endozoochorii a dvě sady jsem nechala vyklíčit v růstové komoře jako kontrolu, abych zjistila procento živých semen. Sady určené pro endozoochorii jsem postupně umístila do mělké kovové misky (cca $r = 12$ cm) tak, aby jednou vrstvou pokrývala dno. K samotnému mechanickému zpracování sloužila železná „žvýkací“ tyč, která přesně zapadala do kovové misky. U každé sady jsem jí zatížila hmotností mého těla (cca 60 kg) a dvakrát ji příčně otočila o 90°.

Takto mechanicky zpracovaná semena jsem položila na 8 hodin do malých skleněných zkumavek naplněných 0,1M HCl. Poté jsem je promyla destilovanou vodou pomocí papírového filtru. Pro simulaci i kontrolu jsem položila všech 5 sad

po 150 semenech na trojvrstvé kolečko z filtračního papíru umístěné v průhledné Petriho misce. Semena jsem lehce zalila destilovanou vodou a misku přiklopila víčkem. Poté jsem je dala na 6 týdnů do růstové komory s režimem 14 h světlo (22 °C) a 10 h tma (12 °C). Každý týden jsem misky kontrolovala, počítala vyklíčené semenáčky a vyhazovala je. Po uplynutí 4 týdnů jsem nevyklíčené semenáčky podpořila v klíčení přidáním pár kapek kyseliny gibberelové.

Schopnost vyklíčení zbylých nevyklíčených semen jsem zjišťovala pomocí obarvení 0,1 % roztokem tetrazolia (0,1 g práškového tetrazolia v 99,9 ml destilované vody). Roztok tetrazolia je bezbarvý, působením kationtů H^+ , které vznikají činností respiračních enzymů, mění svou barvu do fialova. Semena, jejichž embrya respirují a působením tetrazolia zfialoví, jsou považována za živá. Před barvením jsem semena rozpůlila žiletkou, umístila jejich jednu polovinu na víčko černé nádoby od filmu a nakapala na ně roztok tetrazolia. Poté jsem víčko zakryla nádobkou dnem vzhůru a nechala jsem semena den barvit. Pod lupou jsem pak počítala živá semena.

Míru endozoochorie jsem vypočítala vydělením procenta vyklíčených semen po simulaci endozoochorie kontrolou (procentem živých semen).

Přilnavost semen (exozoochorie)

Přilnavost semen ukazuje schopnost rostliny šířit se za pomoci zvířat, konkrétně jak dlouho se semeno nebo celý plod udrží na srsti zvířete. K pokusu jsem chtěla použít vyčíněnou srst ovce, srnky a kance, všechny tyto druhy se na lokalitách pohybovaly. Po určitém množství měření jsem ale zjistila, že všechny typy srstí vycházejí velmi podobně, a tak jsem nadále pokračovala jen se srstí ovce.

V krabici jsem rozhodila 100 semen, a poté na ně jsem přitisknula ovčí rouno (Münzbergová, 2004). Poté jsem zaznamenala počet semen, která se k srsti nalepila. Rouno jsem postupně oklepávala a pokaždé jsem zaznamenala počet semen, která se udržela, konkrétně první a desátý oklep. S každým druhem jsem provedla 4 opakování, od každého druhu jsem tedy použila 400 semen. Výsledná hodnota je aritmetickým průměrem z těchto opakování (v %).

Terminal velocity (anemochorie)

Pomocí terminal velocity změříme potenciál přenosu semen druhu větrem. Při pokusu jsem pouštěla semena z definované výšky (v mém případě 2 m) a měřila jsem jejich dobu pádu k zemi (Maurer et al. 2003). Od každého druhu jsem pouštěla vždy 10 semen ze tří lokalit, tedy 30 semen na druh. Z toho jsem každé semeno pouštěla třikrát a dosažené časy jsem zprůměrovala. Terminal velocity tedy slouží k vyjádření rychlosti, kterou semeno padá k zemi ($v \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$).

Výška (umístění semene)

Zjišťovala jsem průměrnou výšku daného druhu na konkrétním typu stanoviště. Výšku jsem měřila pro 10 náhodně vybraných rostlin na lokalitě, opět na 3 lokalitách pro každý druh. U poléhavých rostlin jsem měřila výšku semeníčí části výhonu nad zemí. Pro druhy se semeny objednanými z Planta naturalis jsem výšku vzala z databáze Leda Traitbase.

Klíčivost

Ve skleníku BÚ v Průhonicích jsem založila v srpnu 2008 květináčový pokus. Od každé rostliny jsem vysela 50 semen do 9 květináčů o velikosti 19 x 19 cm. Semena každého druhu byla nasbírána na třech lokalitách a byla provedena 3 opakování (9 květináčů). Každé dva měsíce jsem zaznamenávala počet vyklíčených semenáčků a přibližně za rok jsem pokus ukončila. Klíčivost rostlin jsem zapsala v %.

Doplňené parametry z jiných zdrojů

Pro úplnost vlastností rostlinných druhů jsem doplnila některé další parametry z dostupných databází a z literatury. Z programu JUICE 7.0 (Tichý, 2002) jsem vypsala hodnoty Ellenbergových čísel, která ukazují optima druhů pro světlo, teplotu, kontinentalitu, vlhkost, půdní reakci a vztah k půdnímu dusíku

Dále jsem vypsala počátek, konec a dobu kvetení z Klíče ke květeně České republiky (Kubát, 2002).

3 Výsledky

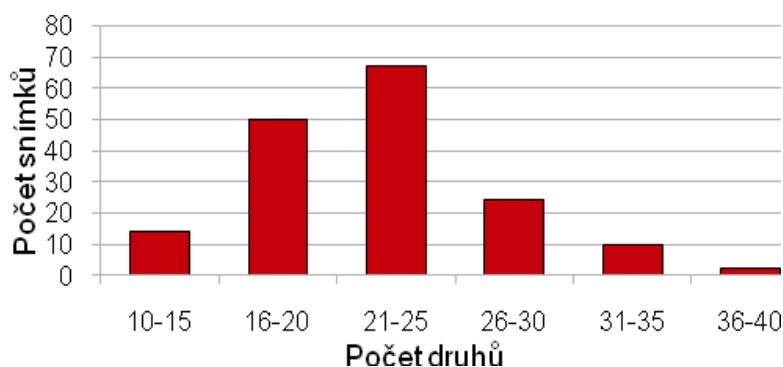
3.1 Fytocenologické snímky

Ze 166 sebraných fytocenologických snímků, ve kterých se celkem vyskytovalo 156 druhů, jsem pro potřeby analýz vyloučila druhy příliš běžné či naopak málo se vyskytující - interval (5;95 %). Nakonec jsem pracovala s 85 druhy (viz příloha Tab. 4, jen v elektronické podobě).

Nejčastějšími druhy byly *Agrimonia eupatoria* (77,5 %), *Achillea millefolium* (74,7 %) a *Lotus corniculatus* (68,8 %). Dvacet druhů se objevilo pouze v jednom snímku, mezi ty vzácnější patřily např. *Platanthera bifolia* nebo *Coronilla vaginalis*. Maximální počet druhů ve snímku byl 39 a nejméně druhů bylo 10. Pro lepší představu viz Graf 1.

Na mnoha lokalitách bylo znát, že bez pravidelného managementu zarůstají náletovými křovinami jako *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna* či *Prunus spinosa* a často se pomalu měnily v *Arrhenatherion*. Někdy pomalu zarůstaly nedaleko se vyskytujícím borovým lesem.

Graf 1: Frekvenční rozložení snímků.



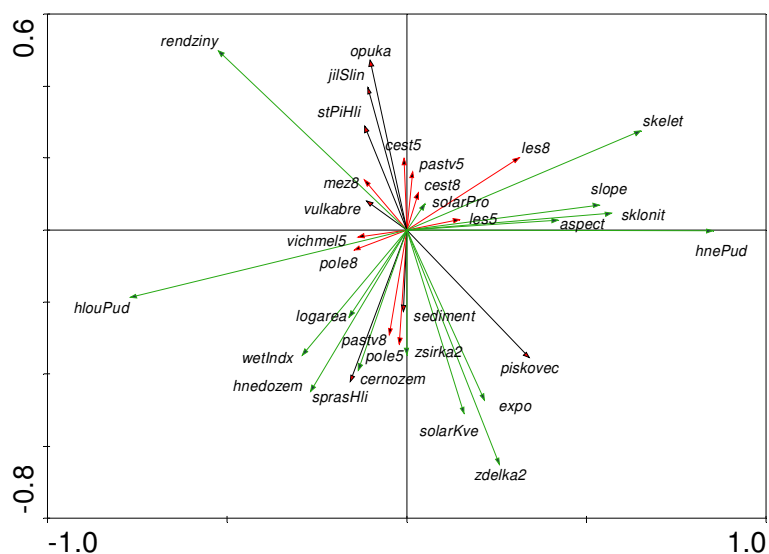
3.2 Analýzy s fytocenologickými snímky

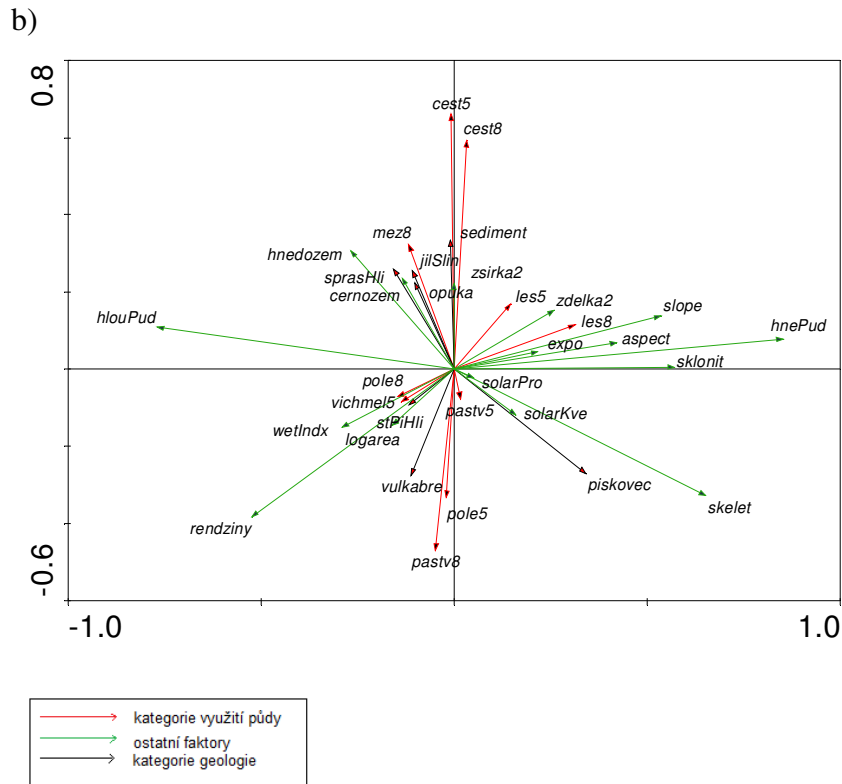
Analýzy jsem zpracovala v programu CANOCO for Windows (Ter Braak et Šmiluer 1998). Pomocí nepřímé analýzy DCA snímků se snížením váhy vzácných druhů jsem se podle krátké délky gradientu rozhodla pro analýzy lineární.

Jak spolu korelují jednotlivé parametry prostředí a historie?

Pokud by spolu byly některé parametry silně korelované, nemělo by smysl zahrnovat je všechny do dalších analýz. Provedla jsem tedy analýzu PCA se standardizací a centrováním přes druhy, kde byly abiotické faktory brány jako species variables a snímky jako samples. Z grafu 2 je patrné, že přímá potenciální radiace v květnu výrazně koreluje s expozicí, což se dalo předpokládat. Zatímco přímá potenciální radiace v prosinci s ničím nekoreluje. Z abiotických proměnných vyčtených z BPEJ dat koreluje nejvíc sklonitost a skeletovitost, a vzhledem k tomu, že sklonitost výrazně koreluje i se sklonem, z dalších analýz jsem jí vyloučila. Z historického využití půdy spolu silně korelují cesty v 50. a 80. letech a lesy v 50. a 80. letech, ani jedna z kategorií ve snímcích ale není moc zastoupena. Z geologie nejvíc koreluje jílovec-slínovec s opukou. Sklon a skeletovitost vykazují těsnější vztah s hnědými půdami, což lze těžko nějak interpretovat.

a)





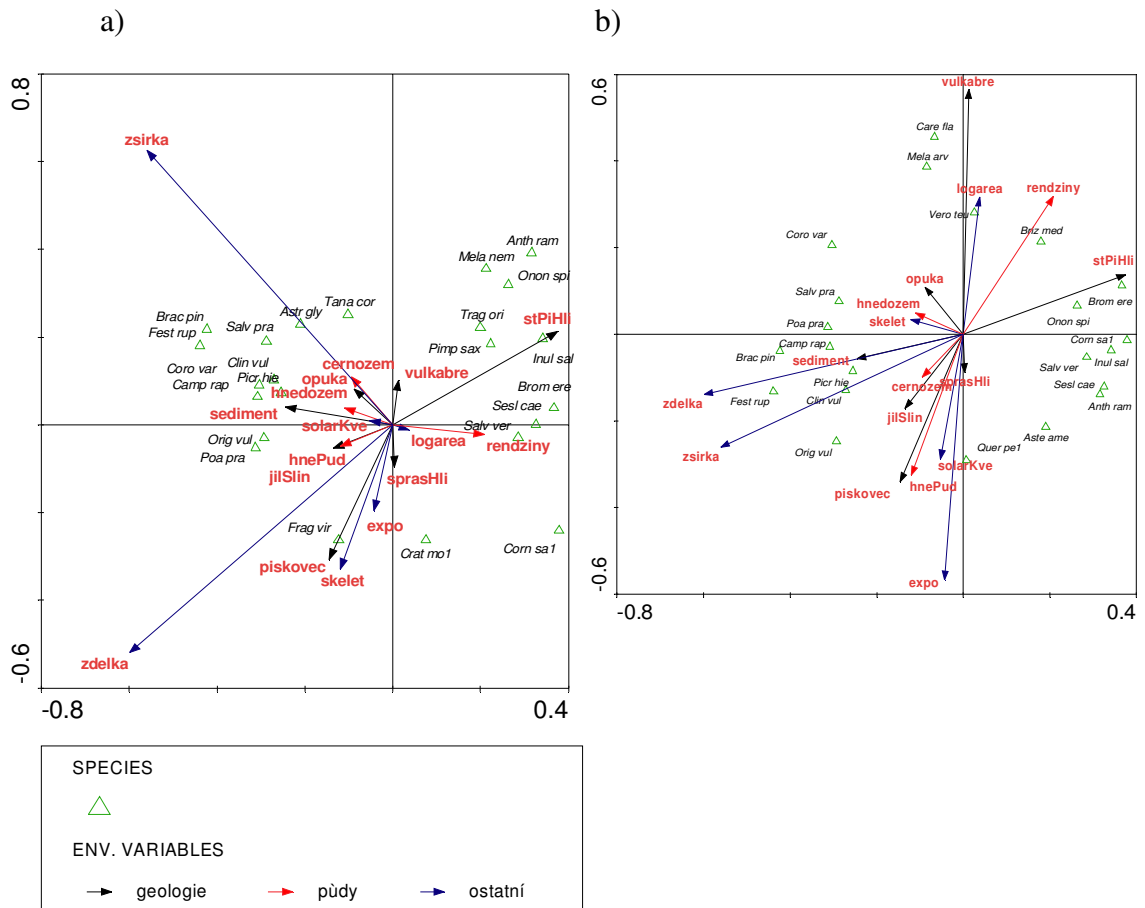
Graf 2: PCA, standardizace a centrování přes druhy, faktory jako species variables; 1. osa vysvětluje 10,6 %, 2. osa 9,3 % a 3. osa 7 % variability a) zobrazena 1. a 2. osa, b) zobrazena 1. a 3. osa; pole5, les5, cest5, pastv5, vichmel5 (spojené vinice a chmelnice) - kategorie historického využití půdy v 50. letech 20. století; pole8, les8, pastv8, cest8, mez8 – kategorie historického využití půdy v 80. letech 20. století; solarPro a solarKve – potenciální přímá radiace 21. prosince a 21. května; slope – sklon; wetIndx – wetness index; zsirka2 - zeměpisná šířka po odečtení maximální zeměpisné šířky, zdelka2 – zeměpisná délka po odečtení maximální zeměpisné délky; logarea – log rozlohy lokalit; hlouPud – hloubka půd; skelet – skeletovitost; sklonit – sklonitost.

Které abiotické faktory mají na druhové složení snímků největší vliv?

Forward step analýza RDA se standardizací a centrováním přes druhy, kde byly rostlinné druhy použity jako species a abiotické faktory jako environmental variables, ukázala, že ne všechny abiotické parametry mají na druhové složení ve snímcích vliv. Nejsilnější vliv na druhové složení má celá geologie. Tu jsem dále použila jako kovariátu a pokračovala v analýze. Tímto způsobem mi dále vyšly průkazné zeměpisné souřadnice (více zeměpisná šířka), expozice, rendziny (k těm jsem přidala zbylé typy půd – hnědozem, černozem, hnědé půdy), skeletovitost, potenciální přímá radiace 21. května a zlogaritmovaná rozloha. Následující

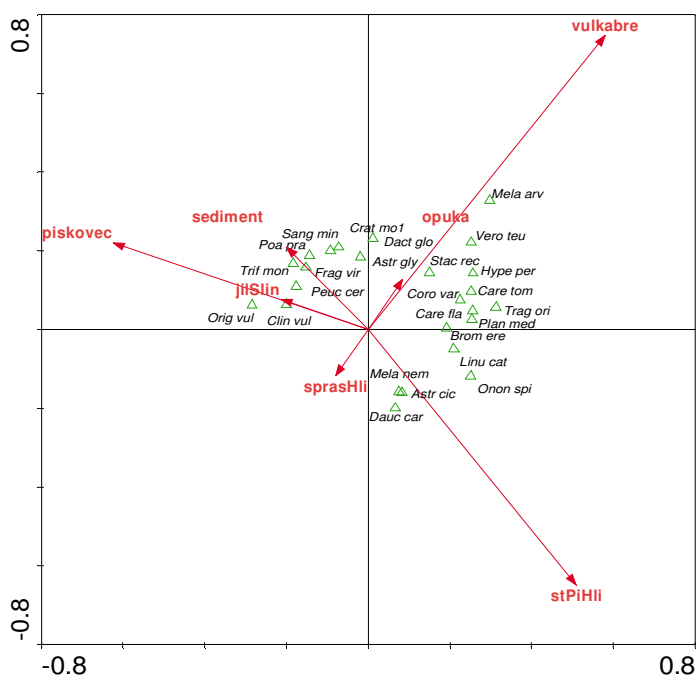
grafický výstup s analýzou RDA zobrazuje průkazné abiotické charakteristiky a druhy rostlin na ně vázané.

Graf 3: RDA, standardizace a centrování přes druhy, snímky jak samples, druhy jako species, průkazné abiotické faktory jako environmental variables; a) zobrazena 1. a 2. osa b) zobrazena 1. a 3. osa, 1. osa vysvětluje 3,2 %, 2. osa 2 % a 3. osa 1,6 % variability, p-value 0,002, F-ratio 1,72. Zkratky druhů viz příloha Tab. 1.



Dále jsem se chtěla podívat, jsou-li nějaké konkrétní druhy vázány na nějakou kategorii geologie. Za tím účelem jsem provedla analýzu RDA se standardizací a centrováním přes druhy, kde byly rostlinné druhy použity jako species a kategorie geologie jako environmental variables. Z Grafu 4 jasně vyplývá, že žádný druh není nijak extrémně vázaný na konkrétní kategorii geologie. Jen druhy *Origanum vulgare* a *Clinopodium vulgare* se vyskytují častěji na lokalitách s podkladem jílovce a slínovce. Pokud pomíneme vulkanickou brekcii, která je na lokalitách málo zastoupena, působí proti sobě hlavně pískovec a sloučená kategorie štěrk–písek–hlína.

Graf 4: RDA, standardizace a centrování přes druhy, geologie jako environmental variables, zobrazena 1. a 2. osa, 1. osa vysvětlila 1,6, 2. 1,1 % variability; zkratky druhů viz příloha Tab. 1.



Jako druhou variantu jsem se rozhodla pro analýzu RDA jen s centrováním přes druhy, kdy pracuji ne s relativními, ale s absolutními hodnotami pokryvnosti a nebudu tak zvyšovat váhu vzácných a málo pokryvných druhů. Dále následuje stejný postup, jako v předchozím případě. Průkazných parametrů prostředí vyšlo méně, konkrétně souřadnice, geologie, expozice, skeletovitost a půdy. Tyto parametry souhrnně vysvětlily 16,9 % variability.

Jak velký vliv mají parametry prostředí a především historie na druhové složení snímků?

Pomocí analýz RDA se standardizací a centrováním přes druhy jsem zjišťovala, kolik procent variability vysvětlují parametry prostředí a kolik způsob využití půdy v minulosti. V prvních analýzách jsem testovala parametry prostředí a historii bez kovariát. Vliv historie se částečně překrývá s abiotickými faktory, nejde tedy o čistý efekt. Nejvíce variability vysvětlují abiotické faktory, přičemž nejsilnější vliv má celá geologie (viz Tab. 4).

Historický způsob využití půdy za použití dat z obou časových řezů vysvětluje méně variability než všechny abiotické faktory dohromady, má však větší vliv než jakýkoli samostatný abiotický faktor. Po rozdělení historie do dvou časových řezů má průkazný vliv pouze historie z 80. let 20. století.

Tab. 3: Přehled výsledků analýz RDA se standardizací a centrováním přes druhy, kolik % variability vysvětlují abiotické a kolik historické parametry; env variables – environmental variables, červeně neprůkazné.

env variables	průkazné abiotično	historie	80. léta	50. léta
kovariáty	historie	průkazné abiotično	průkazné abiotično	průkazné abiotično
vysvětleno %	15,7	6,8	3,8	3,6
F-ratio	1,649	1,101	1,14	1,066
P-value	0,002	0,052	0,036	0,17

Tab. 4: Přehled výsledků analýz RDA se standardizací a centrováním přes druhy, kolik % variability vysvětlují jednotlivé abiotické parametry.

env variables	geologie	souřadnice	půdy	expozice	solarPro	logarea
vysvětleno %	5,8	4,1	2,9	1,2	1	0,9
F-ratio	1,39	3,455	1,219	1,992	1,673	1,516
P-value	0,002	0,002	0,036	0,002	0,004	0,008

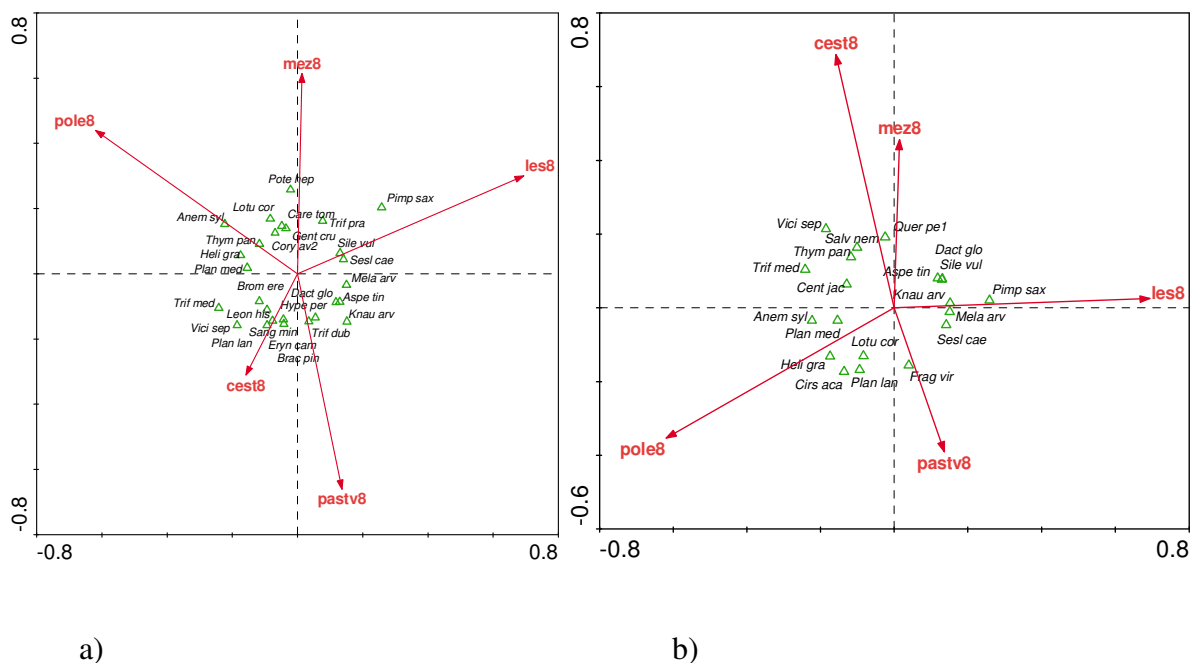
V dalších analýzách RDA jsem chtěla zjistit čistý efekt za pomoci kovariát (viz Tab. 5). Nejvíce variability vysvětluje čistý efekt průkazných parametrů prostředí. Neprůkazný je už ale čistý efekt celkové historie ($p = 0,068$) a historie v 50. letech ($p = 0,26$), průkazný je pouze vliv historie v 80. letech 20. století.

Tab. 5: Přehled výsledků analýz RDA se standardizací a centrováním přes druhy, s kovariátami, červeně neprůkazné.

env variables	průkazné abiotično	historie	80. léta	50. léta
kovariáty	historie	průkazné abiotično	průkazné abiotično	průkazné abiotično
vysvětleno %	15,7	6,8	3,8	3,6
F-ratio	1,649	1,101	1,14	1,066
P-value	0,002	0,052	0,036	0,17

Také jsem se snažila zjistit vazbu druhů na konkrétní kategorie historie 80. let pomocí RDA se standardizací a centrováním přes druhy, kde byl způsob využití půdy v 80. letech použit jako environmental variables a průkazné abiotično jako kovariáty. Z grafu 5 je vidět, že nejsilněji jsou druhy vázány na les v 80. letech, např. *Pimpinella saxifraga*, *Trifolium pratense*, *Melampyrum arvense*, *Sesleria caerulea* nebo *Potentilla heptaphylla*. Silnou vazbu na les ukázala ve své práci i Chýlová (2005).

Graf 5: RDA se standardizací a centrováním přes druhy, využití půdy v 80. letech jako environmental variables, průkazné abiotično jako kovariáty, zobrazena a) 1. a 2. osa, b) 1. a 3. osa; 1. osa vysvětlila 0,9 %, 2. osa 0,8 % a 3. osa 0,6 % variability.



Pro další variantu, analýzu RDA pouze s centrováním přes druhy, jsem postupovala obdobně jako při předchozí analýze. Výsledky pro vysvětlení variability vyšly obdobně (Tab. 6).

Tab. 6: Přehled výsledků analýz RDA s centrováním přes druhy, kolik % variability vysvětlují abiotické a kolik historické parametry, červeně neprůkazné.

env variables	průkazné abiotično	celá historie	80. léta	50. léta
vysvětleno %	16,9	7,7	4,3	4
F-ratio	2,027	1,173	1,179	1,109
P-value	0,002	0,016	0,038	0,13

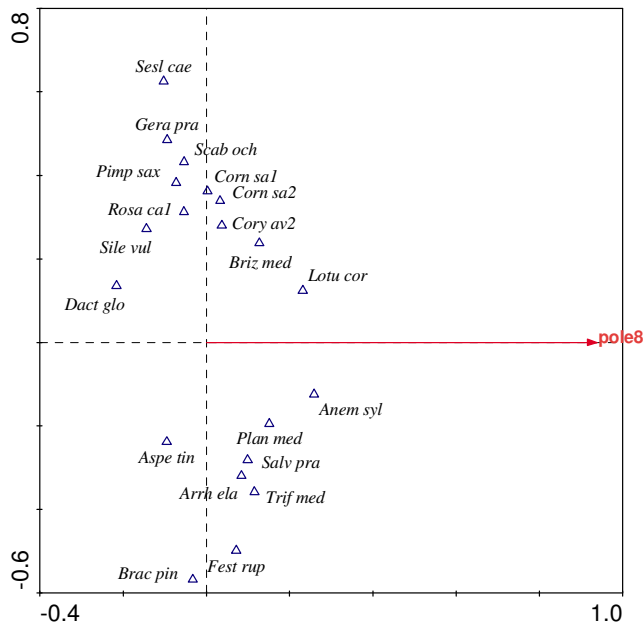
Výsledky čistých efektů za použití kovariát jsou trochu odlišné. Stejně jako v předchozím případě nevyšel průkazně vliv managementu v 50. letech, ale celková historie průkazně vyšla (viz Tab. 7).

Tab. 7: Přehled výsledků analýz RDA s centrováním přes druhy s kovariátami, červeně neprůkazné.

env variables	průkazné abiotično	historie	80. léta	50. léta
kovariáty	historie	průkazné abiotično	průkazné abiotično	průkazné abiotično
vysvětleno %	15,9	6,8	3,3	3,4
F-ratio	1,934	1,127	1,217	1,03
P-value	0,002	0,042	0,016	0,332

Další variantou analýz vlivu historického hospodaření bylo zjištěné mezi bývalými poli a ostatními stanovišti. Za tímto účelem jsem provedla analýzu RDA s centrováním a standardizací přes druhy, s kategorií pole jako environmental variable a s průkaznými abiotickými parametry jako kovariátami (Graf 6). Tak bude možné zjistit, které vlastnosti mají silný vliv na odpověď druhů na pole v 80. letech oproti jiným způsobům využití půdy v tomto období. Na polích totiž, na rozdíl od mezí, pastvin, lesů a cest, nerostlo kromě vysetých druhů téměř nic a navíc byla pole nejvíc ovlivněna lidskými zásahy (orba, hnojení apod.).

Graf 6: RDA s centrováním a standardizací přes druhy, pole env variable, kovariáty průkazná abiotické faktory, 1. osa vysvětluje 0,8 % variability, $p = 0,02$.



3.3 Analýzy s vlastnostmi druhů

Naměřené a z literatury doplněné parametry druhů jsem analyzovala v programu CANOCO for Windows (ter Braak et Šmilauer 1998).

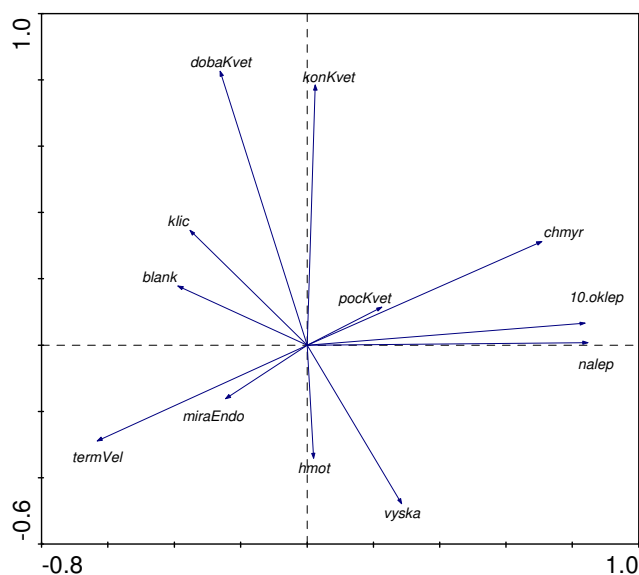
Jak spolu korelují jednotlivé druhové vlastnosti?

Chtěla jsem zjistit, jestli spolu některé z vlastností rostlin korelují. Provedla jsem tedy nepřímou analýzu PCA se standardizací a centrováním přes druhy, kde jsem sledované parametry druhů zadala jako species a druhy rostlin jako samples. Do analýzy jsem zahrnula 91 druhů, pro které jsem naměřila tyto hodnoty: míru endozoochorie a exozoochorie, klíčivost, klíčivost v kultuře (blank), hmotnost semene, terminal velocity a výšku rostliny. Z literatury jsem navíc doplnila počátek, konec a dobu kvetení.

Z grafu 6 je patrné, že velmi korelují obě kategorie exozoochorie (nalepená semena a 10. oklep), což je triviální. Zároveň s nimi silně koreluje chmýr. Semena druhů, která jsou opatřena chmýrem pro lepší šíření větrem, se zároveň lépe

zachytávají na zvířecí srsti, a jsou tak přizpůsobena pro šíření více disperzními činiteli (Ozinga et al., 2004). Vcelku čekaně spolu korelují počátek, konec i doba kvetení. Dále mají silný vztah parametry klíčivost a blank, což je živost semen klíčících na navlhčených Petriho miskách. S terminal velocity silně koreluje hmotnost a míra endozoochorie, negativně korelují parametry exozoochorie. Čím je hodnota terminal velocity vyšší, tím kratší dobu se semeno ve vzduchu udrží. Z toho vyplývá, že semena vhodná pro endozoochorii jsou spíše těžší a neudrží se dlouho ve vzduchu, tudíž nejsou vhodná pro šíření se větrem. Parametry exozoochorie korelují s počátkem kvetení, ale už ne s koncem kvetení. Konec kvetení koreluje s mírou endozoochorie, což by mohlo znamenat, že semena druhů uzpůsobená pro průchod traktem zrají dřív např. kvůli synchronizaci s migrací nějakého druhu zvířete.

Graf 7: PCA s centrováním a standardizací přes druhy, parametry rostlin jako species, druhy jako samples, a) zobrazena 1. a 2. osa, 1. osa vysvětlila 23,8 %, 2. osa vysvětlila 16,8 % a 3. osa vysvětlila 14 % variability; termVel – terminal velocity, miraEndo – míra přežití po endozoochorii, klic – procento vyklíčených, blank – procento vyklíčených v kultuře, hmot – hmotnost, nalep – procento nalepených semen při exozoochorii, 10. oklep – procento přilepených semen po 10. oklepu

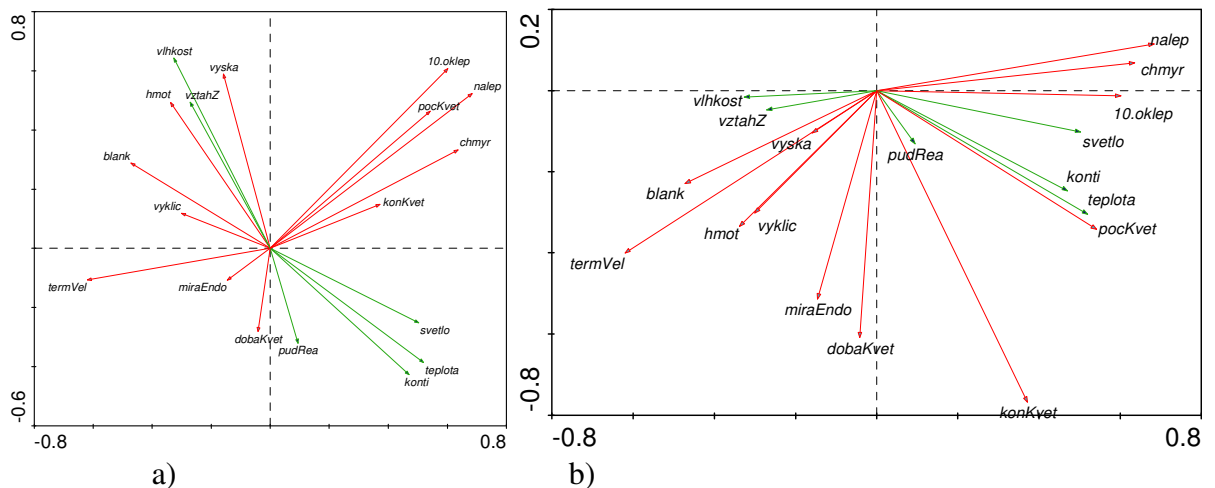


Další z programu Juice 6.0 (Tichý, 2002) zjištěnou charakteristikou druhů jsou Ellenbergova čísla. Ta ale nebyla dostupná pro dva druhy z mého výběru a navíc se často stávalo, že pro nějaký vztah k prostředí měly druhy příliš širokou valenci, a tak bylo příslušné číslo nahrazeno písmenem x. Takové druhy jsem

musela pro analýzy v CANOCU vyloučit. Zbyl mi tak výběr 54 druhů, a proto jsem tento parametr nezahrnula do předchozí analýzy. Výsledek analýzy RDA s Ellenbergovými čísly je graficky znázorněn v Grafu 8.

Z Ellenbergových čísel mají nesilnější vztah nároky druhu na kontinentalitu a teplotu, nároky na světlo pozitivně korelují s nároky na půdní reakci a negativně s nároky na vlhkost a na vztah druhu k živinám v půdě. Počátek kvetení silně koreluje s výškou rostliny a s nároky na teplo a světlo, což by mohlo znamenat, že teplomilné a světlomilné druhy jsou vyšší a kvetou dřív kvůli vyvarování se kompetice a zastínění sousedních druhů. Světlo negativně koreluje s vlhkostí a vztahem k půdnímu dusíku, pozitivně s půdní reakcí. Vlhko je většinou na zastíněných místech, která bývají zároveň často úživnější a víc inklinují ke kyselější půdní reakci. Pro větší přesnost jsem udělala korelační matici v programu S-plus (Tab. 6).

Graf 8: PCA se standardizací a centrováním přes druhy, 54 druhů, a) zobrazena 1. a 2. osa, b) zobrazena 1. a 3. osa, 1. osa vysvětlila 19,2 %, 2. osa 16,3 % a 3. osa 11 % variability; konti – kontinentalita, pudRea – půdní reakce, vztahZ – vztah k živinám.



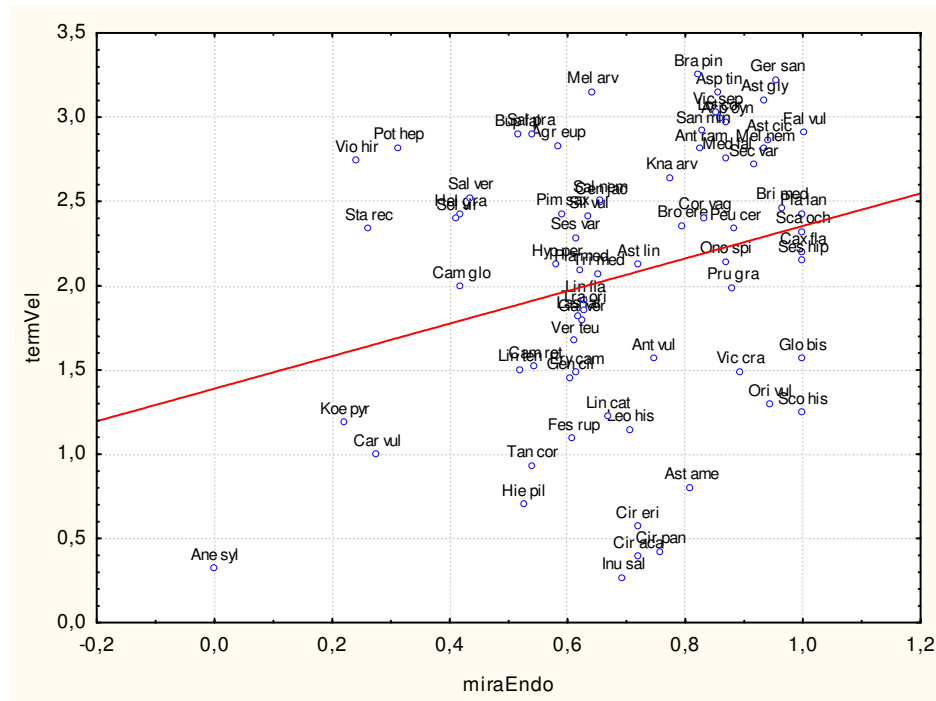
Tab. 6: Korelační matice vlastností 72 druhů, se kterými jsem pracovala v následujících analýzách, červeně úzce korelované hodnoty; termVel – terminal velocity, nalep – semena nalepená na srst, 10.okl – semena zbylá na srsti po 10. oklepu, míraEn – míra endozoochorie, počKve, konKve a dobaKve – počátek, konec a doba kvetení, konti – kontinentalita, PůdRea – půdní reakce, vztahZ – vztah k živinám; druhy i vlastní data viz příloha Tab. 2 a 3.

	chmýr	termVel	hmot	výška	klíčení	nalep	10.okl	miraEn
chmýr	1	-0,38	-0,101	-0,093	0,133	0,409	0,39	-0,044
termVel	-0,38	1	0,246	0,017	0,191	-0,604	-0,47	0,287
hmotnost	-0,101	0,246	1	0,465	0,291	0,087	0,157	0,14
výška	-0,093	0,017	0,465	1	-0,106	0,039	0,102	0,157
klíčení	0,133	0,191	0,291	-0,106	1	-0,161	-0,133	0,052
nalep	0,409	-0,604	0,087	0,039	-0,161	1	0,848	-0,293
X10.oklep	0,39	-0,47	0,157	0,102	-0,133	0,848	1	-0,237
miraEndo	-0,044	0,287	0,14	0,157	0,052	-0,293	-0,237	1
počKvet	0,188	-0,255	0,212	0,405	-0,123	0,409	0,469	0,22
dobaKvet	-0,111	0,241	-0,048	-0,225	0,11	-0,299	-0,119	0,077
konKvet	0,062	-0,01	0,133	0,144	-0,01	0,087	0,284	0,242
svetlo	-0,119	-0,192	-0,101	-0,004	-0,143	-0,099	-0,078	0,037
teplo	0,15	-0,145	-0,197	-0,097	0,016	0,092	0,019	0,132
konti	0,064	-0,048	-0,261	-0,227	-0,023	-0,014	-0,106	0,063
vlhkost	0,324	-0,162	0,224	0,224	0,204	0,309	0,339	0,012
pudRea	-0,212	0,028	0,092	-0,097	0,101	-0,166	-0,158	0,001
vztahZ	0,229	0,151	0,101	0,147	-0,002	0,148	0,183	-0,017

	počKve	dobaKve	konKve	svetlo	teplo	konti	vlhkost	pudRea
chmýr	0,188	-0,111	0,062	-0,119	0,15	0,064	0,324	-0,212
termVel	-0,255	0,241	-0,01	-0,192	-0,145	-0,048	-0,162	0,028
hmotnost	0,212	-0,048	0,133	-0,101	-0,197	-0,261	0,224	0,092
výška	0,405	-0,225	0,144	-0,004	-0,097	-0,227	0,224	-0,097
klíčení	-0,123	0,11	-0,01	-0,143	0,016	-0,023	0,204	0,101
nalep	0,409	-0,299	0,087	-0,099	0,092	-0,014	0,309	-0,166
X10.oklep	0,469	-0,119	0,284	-0,078	0,019	-0,106	0,339	-0,158
miraEndo	0,22	0,077	0,242	0,037	0,132	0,063	0,012	0,001
počKvet	1	-0,253	0,606	0,026	0,291	-0,107	0,225	-0,195
dobaKvet	-0,253	1	0,616	-0,073	-0,047	0,105	-0,013	0,039
konKvet	0,606	0,616	1	-0,038	0,198	0	0,173	-0,126
svetlo	0,026	-0,073	-0,038	1	0,041	0,372	-0,633	0,696
teplo	0,291	-0,047	0,198	0,041	1	0,478	-0,083	-0,222
konti	-0,107	0,105	0	0,372	0,478	1	-0,315	0,256
vlhkost	0,225	-0,013	0,173	-0,633	-0,083	-0,315	1	-0,473
pudRea	-0,195	0,039	-0,126	0,696	-0,222	0,256	-0,473	1
vztahZ	0,146	0,059	0,167	-0,744	0,105	-0,314	0,692	-0,723

V další části chci ukázat několik zajímavých vybraných korelací mezi vlastnostmi rostlin:

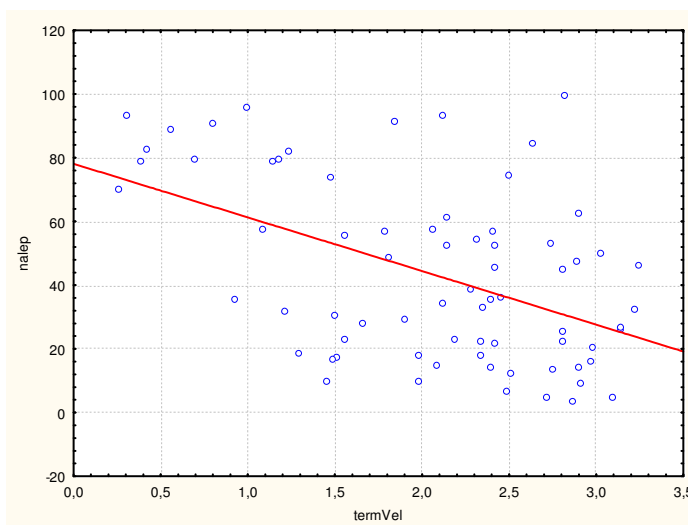
Graf 9: Závislost míry endozoochorie na terminal velocity, ($p = 0,026$; $r^2 = 0,068$)



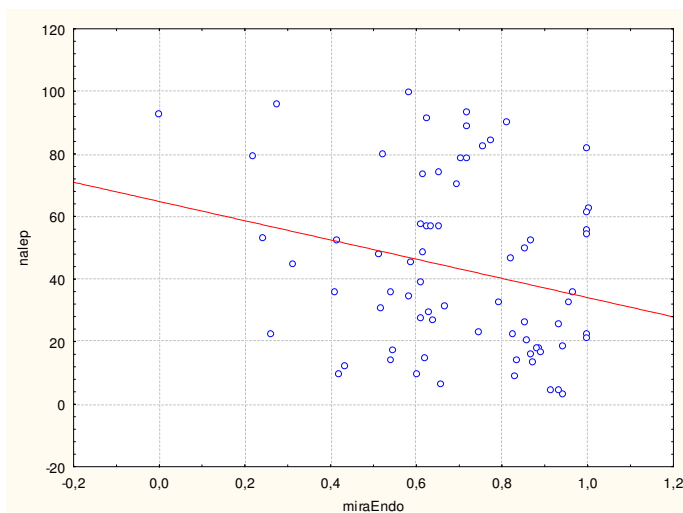
Graf 9 znázorňuje korelaci endozoochorie s anemochorií. Trend určují hlavně tři druhy vlevo dole (*Anemone sylvestris*, *Koeleria pyramidata* a *Carlina vulgaris*), které se díky chmýru či nízké hmotnosti a tvaru semene udrží dlouho ve vzduchu a navíc semena s chmýrem obecně neklíčila dobře po simulaci endozoochorie.

Následující graf ukazuje negativní závislost exozoochorie na anemochorii. Lehká semena či semena s chmýrem se dlouho udrží ve vzduchu a díky přídatným strukturám zároveň dobře přilnou na srsti zvířete či do ní zapadnou.

Graf 10: Závislost nalepených semen na terminal velocity, ($p = 5,629e^{-6}$, $r^2 = 0,256$).



Graf 11: Závislost míry endozoochorie na procentu nalepených semen, ($p = 0,024$, $r^2 = 0,071$).



Ze závislosti endozoochorie na exozoochorii vyplývá, že více platí, že čím jsou semena více uzpůsobená endozoochorii, tím méně ulpívají na srsti zvířat.

Jaké druhové vlastnosti nejlépe vysvětlují reakci druhů na historii stanoviště?

V této části se chci zaměřit na to, jak která vlastnost vysvětluje reakci druhů na způsob managementu v historii. Vzhledem k tomu, že pro druhové složení ve

snímcích vyšla průkazně pouze historie v 80. letech 20. století, budu se věnovat reakcím druhů na toto období, a to jak na druhové složení ve snímcích, tak na celých lokalitách (seznamy absence a prezenze druhů z diplomové práce Blažkové-Tremlové (2005)).

Pro tento účel jsem provedla nejdříve analýzy postupné lineární regrese v programu S-plus (MathSoft, Inc. 1999) na úrovni jak snímků, tak lokalit. Závislou proměnnou byla pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA (viz Grafu 6) a nezávislými proměnnými byly vlastnosti druhů. Kvůli úzkým korelacím jsem z analýz vyloučila nalepená semena, konec kvetení a nárok druhů půdní reakci (viz Tab. 6: korelační matice). Do analýz vzhledem k výskytu druhů vstupovalo 72 druhů (viz příloha Tab. 2). Na úrovni snímků vyšla signifikantně prezenze chmýru a vztah druhů k vlhkosti (Tab. 7). Pro lokality vyšla průkazně hmotnost semen a zbylá semena po 10. oklepu (exozoochorie).

Tab. 7: Výsledky postupné regresní analýzy, závislá proměnná pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA (environmental variables historie 80. léta, kovariáty průkazně abiotické faktory, viz Graf 5), nezávislé proměnné vlastnosti druhů.

snímky 80		lokality 80	
chmýr		hmotnost	
vlhkost		10. oklep	
p-value	0,02	p-value	0,044
r ²	0,201	r ²	0,159

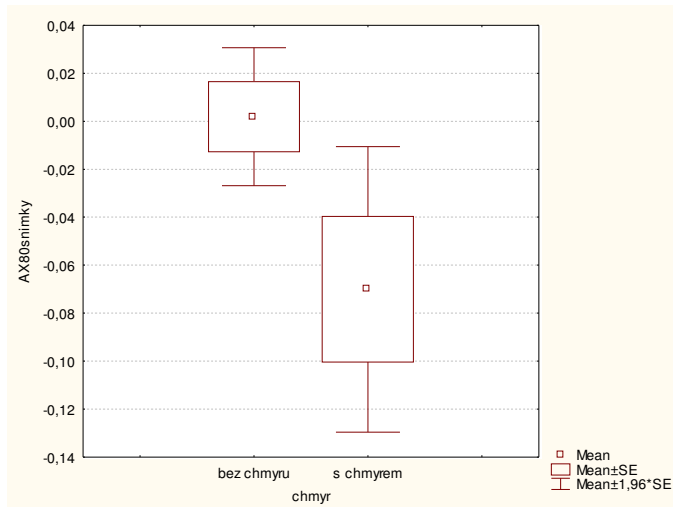
Poté jsem zkusila i regresní analýzy s jednotlivými druhovými vlastnostmi opět jak na úrovni snímků, tak lokalit (Tab. 8). V tomto případě pro snímky vyšel průkazný vliv u chmýru a okrajově průkazný pro terminal velocity. Na úrovni lokalit vyšla jen okrajově průkazně exozoochorie.

Tab. 8: Výsledky jednotlivých regresních analýz, závislá proměnná pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA (env. variables historie 80. léta, kovariáty průkazná abiotično abiotické faktory, viz Graf 5), nezávislé proměnné vlastnosti druhů; tučně průkazné a okrajově průkazné hodnoty, X – nemá smysl udávat.

	pole 80 snímky		pole 80 lokality	
	p-value	r ²	p-value	r ²
chmýr	0,047	0,066	0,494	X
term. velocity	0,094	0,048	0,954	X
výška	0,976	X	0,743	X
klíčení	0,774	X	0,250	X
hmot	0,285	X	0,435	X
nalep	0,395	X	0,445	X
10. oklep	0,229	X	0,054	0,069
doba kvetení	0,369	X	0,540	X
počátek kvetení	0,695	X	0,680	X
konec kvetení	0,933	X	0,588	X
míra endozoo	0,661	X	0,767	X
světlo	0,308	X	0,137	X
teplo	0,396	X	0,626	X
půdní reakce	0,984	X	0,555	X
vlhkost	0,817	X	0,694	X
kontinentalita	0,774	X	0,774	X
vztah k živinám	0,833	X	0,843	X

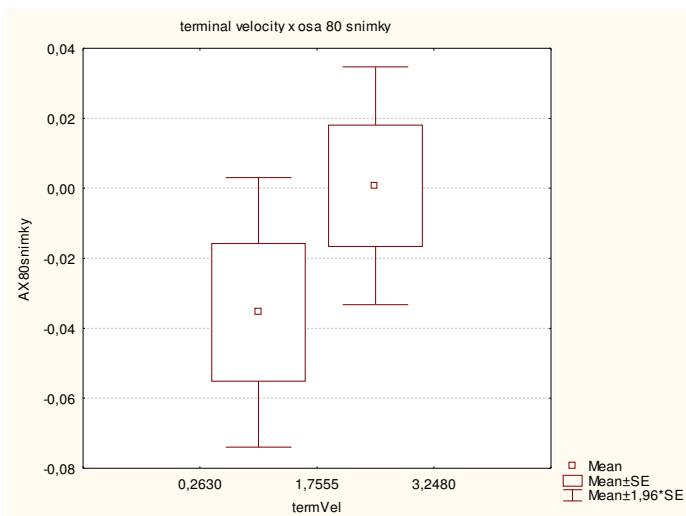
Dál uvádím závislosti vlastnosti druhů v reakci na 80. léta jednotlivě. Závislá proměnná, poloha druhů na první kanonické ose, je určena hlavně protichůdným působením lesa (+) a pole (-). Ve fytoocenologických snímcích bylo 21 snímků s lesem v 80. letech a 32 snímků s bývalým polem. Z grafu 12 vyplývá, že druhy s chmýrem jsou ve snímcích vázány více tam, kde byla v 80. letech pole, zatímco druhy bez chmýru jsou vázány na bývalý les.

Graf 12: Závislost absence / prezence chmýru na land use v 80. letech ve snímcích ($p = 0,047$).



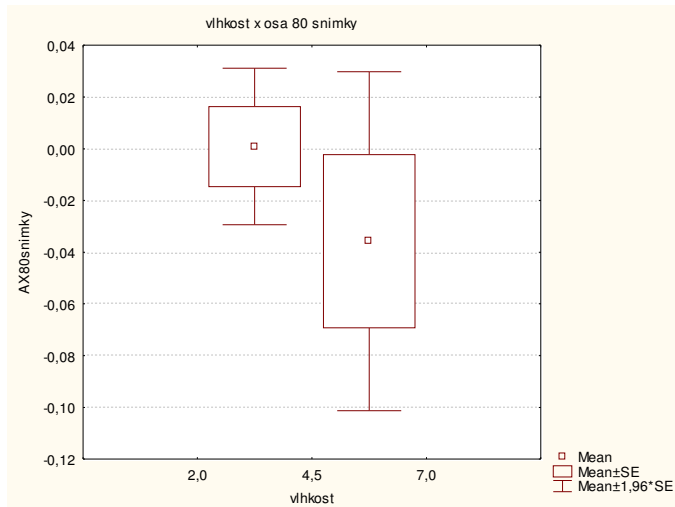
Druhy s nižší hodnotou terminal velocity, tzn. druhy se semeny lépe přizpůsobenými anemochorii, která se dlouho udrží ve vzduchu, jsou vázány ve snímcích spíše na bývalá pole.

Graf 13: Závislost terminal velocity na land use v 80. letech ve snímcích ($p = 0,094$).



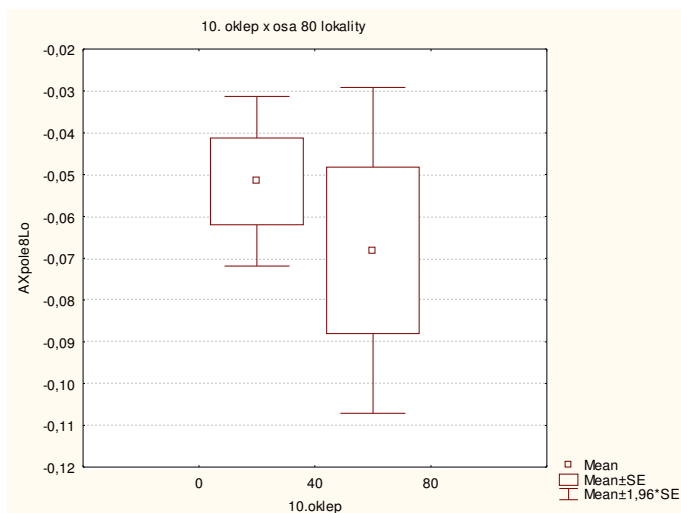
Suchomilnější druhy jsou ve snímcích vázány spíše na bývalý les, zatímco ty s vyššími nároky na vlhkost spíše na pole.

Graf 14: Závislost nároku druhů na vlhkost na land use v 80. letech ve snímcích ($p < 0.05$).



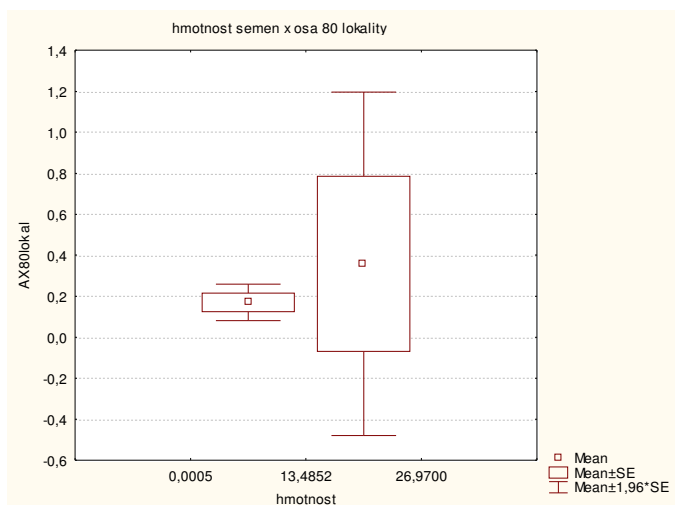
Na úrovni lokalit měla největší vliv na odpověď druhů exozoochorie, konkrétně zbylá semena po 10. oklepu. Lépe přilnavé druhy na srst jsou vázány spíše na les.

Graf 15: Závislost zbylých semen po 10. oklepu na land use v 80. letech na lokalitách ($p < 0,05$).



Na lokalitách měla na odpověď druhů vliv ještě hmotnost semen. Druhy s těžšími semeny jsou vázány spíše na bývalé lesy, než na pole v 80. letech.

Graf 16: Závislost hmotnosti semen na land use v 80. letech na lokalitách ($p < 0,05$).



Které vlastnosti druhů jsou vázány na pole v 80. letech?

V následující části se chci na management v 80. letech zaměřit trochu detailněji. Vzhledem k množství kategorií způsobu managementu a lepší interpretaci jsem se věnovala vlastnostem, které mají vliv na odpovědi druhů na pole v 80. letech, oproti ostatním způsobům využití půdy (pastvina, les, mez, cesta). Plochy, které byly v minulosti polem, by se od ostatních měly výrazněji lišit, protože se tam nevyskytovaly žádné přirozeně došříbené druhy a navíc zde probíhaly výraznější zásahy člověka (hnojení, orba atd.)

Pro tento účel jsem provedla analýzy postupné lineární regrese v programu S-plus (MathSoft, Inc. 1999). Závislou proměnnou byla pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA s centrováním a standardizací přes druhy, kde jsem zadala pole jako environmental variable a kovariátami byly průkazné abiotické faktory (viz Graf 5). Nezávislými proměnnými regrese byly vlastnosti druhů. Vzhledem k úzkým korelacím (viz Tab. 6) jsem z analýzy vyloučila nalepená semena, konec kvetení a vztah druhů k půdní reakci.

V první sadě analýz jsem se věnovala reakcím druhů na pole v 80. letech na úrovni fytoocenologických snímků i lokalit. Do analýz vstupovalo opět 72 druhů (viz příloha Tab. 2). Pro snímky vyšla nejsilnější odpověď druhů pro nároky

druhů na vlhkost, dále má vliv chmýr a terminal velocity. Pro celé lokality vyšla průkazně výška rostliny a nárok druhů na kontinentalitu (Tab. 9).

Tab. 9: Výsledky postupné regresní analýzy, závislá proměnná pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA (pole 80 x ostatní management), nezávislé proměnné vlastnosti druhů.

pole snímky 80		pole lokality 80	
chmýr		výška	
terminal velocity		kontinentalita	
vlhkost			
p-value	0,007	p-value	0,052
r ²	0,303	r ²	0,152

Poté jsem udělala regresní analýzy pro jednotlivé vlastnosti druhů (Tab. 10). Na úrovni snímku vyšel nejprůkazněji vztah druhu k živinám a chmýr. Okrajově průkazně vyšla terminal velocity. Pro reakci druhů na pole v 80. letech vyšla průkazně pouze výška druhu a okrajově průkazně hmotnost semen.

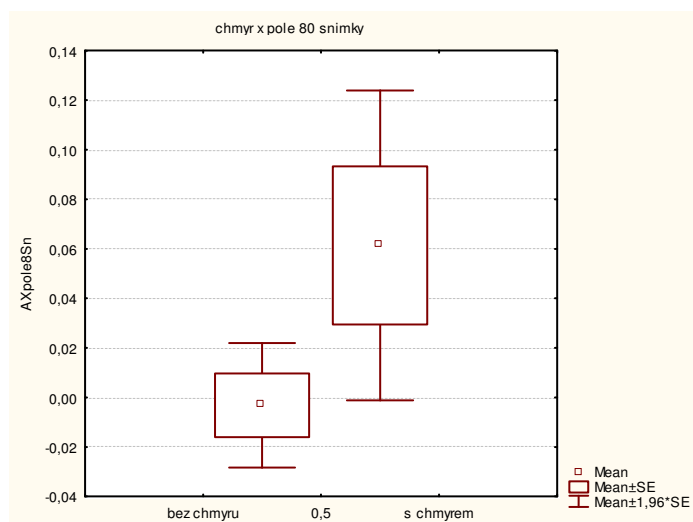
Tab. 10: Výsledky jednotlivých regresních analýz, závislá proměnná pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA (pole 80 x ostatní management), nezávislé proměnné vlastnosti druhů; tučně průkazné či okrajově průkazné hodnoty, X – nemá smysl udávat.

	pole 80 snímky		pole 80 lokality	
	p-value	r ²	p-value	r ²
chmýr	0,048	0,066	0,889	X
term. velocity	0,096	0,047	0,438	X
výška	0,166	X	0,039	0,080
klíčeni	0,947	X	0,968	X
hmot	0,156	X	0,072	0,061
nalep	0,993	X	0,339	X
10. oklep	0,995	X	0,406	X
doba kvetení	0,500	X	0,311	X
počátek kvetení	0,718	X	0,246	X
konec kvetení	0,824	X	0,973	X
míra endozoo	0,129	X	0,459	X
světlo	0,233	X	0,696	X
teplo	0,435	X	0,292	X
půdní reakce	0,256	X	0,110	X
vlhkost	0,344	X	0,763	X
kontinentalita	0,403	X	0,983	X
vztah k živinám	0,044	0,073	0,565	X

Z předchozích analýz vyplývá, že na reakce druhů na pole v 80. letech mají nejvíce vliv nároky druhů na živiny a vlhkost, tudíž vlastnosti týkající se perzistence druhu, ale i vlastnosti související s šířením, konkrétně anemochorií. Zatímco na úrovni celých lokalit mají vliv hlavně výška a také hmotnost semene, což jsou vlastnosti související jak s šířením, tak s perzistencí druhu.

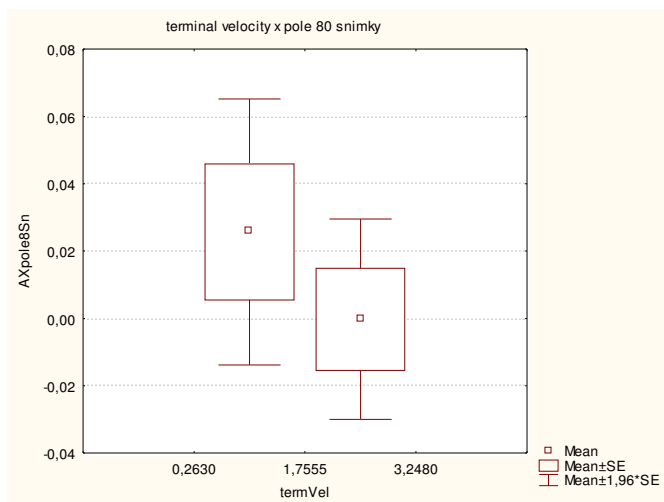
Dále uvádím průkazné vlastnosti druhů v reakci na 80. léta jednotlivě. Z Grafu 17 vyplývá, že druhy s chmýrem jsou ve snímcích vázány více tam, kde byla v 80. letech pole, zatímco druhy bez chmýru byly vázány na jiné způsoby managementu.

Graf 17: Závislost prezence chmýru na pole 80. letech ve snímcích ($p = 0,048$).



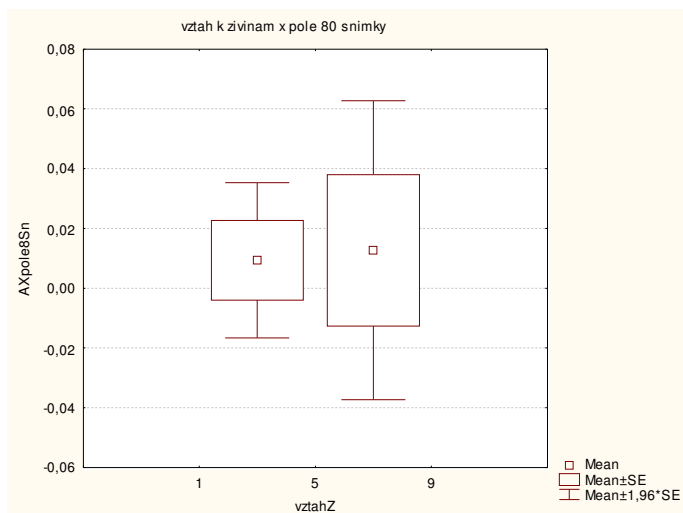
Dál jsem zařadila terminal velocity (Graf 18), která sice byla jen okrajově průkazná, souvisí ale také s prezencí pro lepší přenos větrem. Druhy s nižší hodnotou terminal velocity, tzn. druhy se semeny lépe přizpůsobenými anemochorii, která se dlouho udrží ve vzduchu, byly v 80. letech vázány ve snímcích spíš na pole.

Graf 18: Závislost terminal velocity na pole 80. letech ve snímcích ($p = 0,096$).



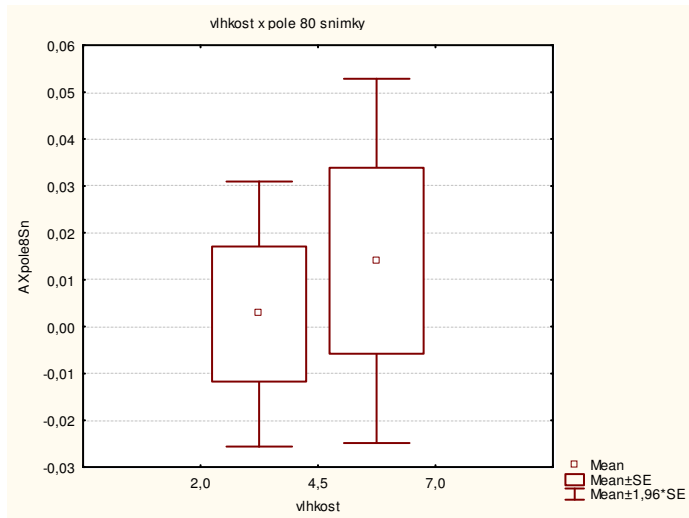
Druhy s vyššími nároky na půdní dusík, respektive na živiny obecně se ve snímcích vyskytují více na bývalých polích z 80. let.

Graf 19: Závislost nároku druhů na živiny na pole 80. letech ve snímcích ($p = 0,044$).



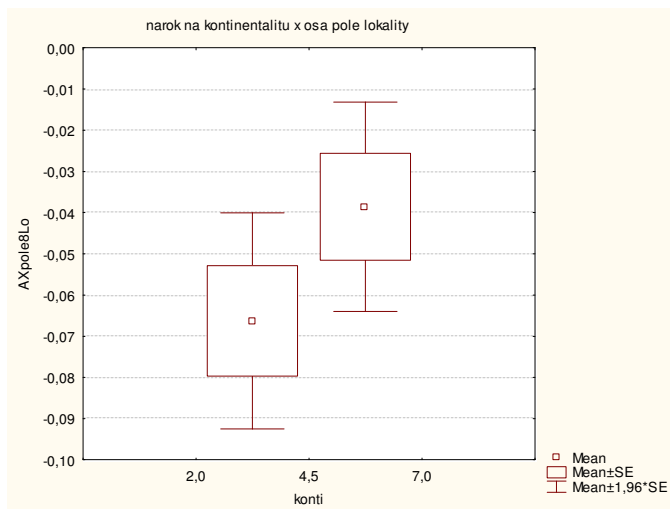
Z grafu 20 vyplývá, že na bývalá pole jsou ve snímcích více vázány vlhkomilnější druhy.

Graf 20: Závislost nároku druhů na vlhkost na pole 80. letech ve snímčích ($p = 0,0128$).



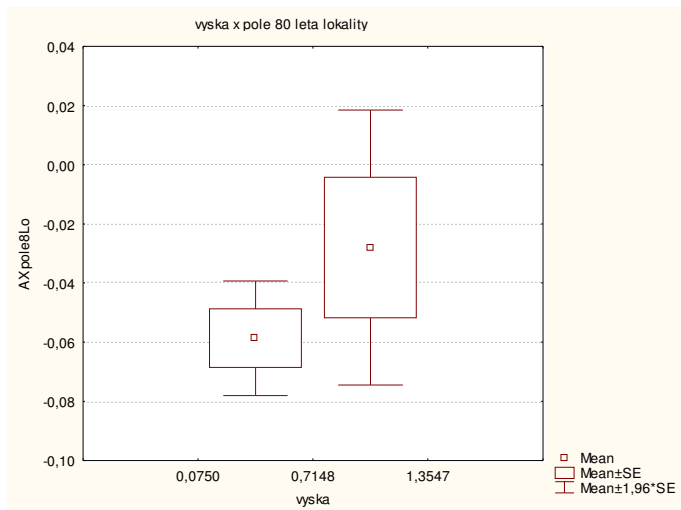
Z následujícího grafu vyplývá, že na úrovni lokalit jsou druhy vázané na bývalá pole více kontinentální.

Graf 21: Závislost nároku druhů na kontinentalitu na pole z 80. let na lokalitách ($p < 0,05$).



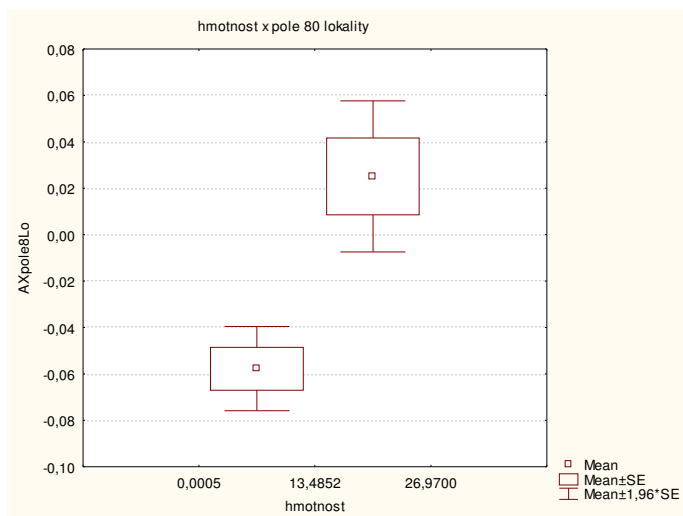
Na bývalá pole z 80. let jsou vázány spíše druhy s větší průměrnou výškou (Graf 22).

Graf 22: Závislost výšky druhu na pole 80. letech na lokalitách ($p = 0,039$).



A nakonec druhy s vyšší hmotností semen jsou na úrovni lokalit vázány spíše na pole v 80. letech (Graf 23).

Graf 23: Závislost hmotnosti semen druhu na pole 80. letech na lokalitách ($p = 0,072$).



Obdobný postu jsem provedla i pro pole s RDA bez standardizace přes druhy, výsledky byly velmi podobné.

Jak závisí frekvence výskytu druhu ve snímcích na vlastnostech rostlin?

Na otázku, jak frekvence výskytu druhu závisí na vlastnostech rostlin, jsem použila postupnou log-lineární regresní analýzu v programu S-plus, protože frekvence výskytu druhů se blíží Poissonovu rozložení. Závislou proměnnou byla frekvence druhů ve snímcích či na lokalitách a nezávislými proměnnými byly vlastnosti druhů. Kvůli korelaci jsem z do analýz nezahrnula nalepená semena, konec kvetení a nároky druhů na půdní reakci.

První analýzy jsem dělala na úrovni snímků. Vlastnosti vysvětlující nejvíce variability ve frekvenci výskytu druhů se týkaly nároků druhů na prostředí, což jsou vlastnosti spojené především s perzistencí druhů. Podle významu jde o nárok druhů na vlhkost, světlo, kontinentalitu, teplo a vztah k živinám. Z vlastností spojených s šířením vysvětluje více variability terminal velocity (anemochorie) a zbylá semena po 10. oklepu (exozoochorie). Větší procento variability vysvětluje také prezence chmýr u, která, jak se už ukázalo, je spjatá jak s anemochorií i exozoochorií. Velký vliv měl i počátek kvetení a výška rostliny, což jsou vlastnosti spojené jak s perzistencí, tak s šířením (Tab. 11).

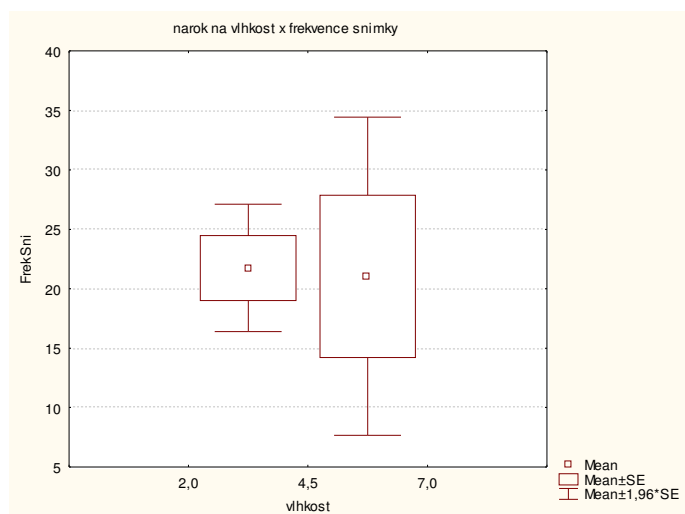
Další analýzy byly vztaženy na celé lokality. Největší podíl variability frekvence výskytu druhů na lokalitách vysvětluje nárok na kontinentalitu a světlo, jinak má velký vliv i nárok druhů na vlhkost. Průkazný vliv mají i vlastnosti spojené se všemi měřenými způsoby disperze, konkrétně semena zbylá po 10. oklepu, míra endozoochorie, terminal velocity a chmýr. Větší vliv než v předchozím případě mělo kvetení, a to jeho počátek i celková doba. Nemalý podíl variability vysvětlila i výška druhů (Tab. 11).

Tab. 11: Výsledky postupné log-lineární regresní analýzy, závislá proměnná frekvence výskytu druhů, nezávislé proměnné vlastnosti druhů, X – neprůkazné.

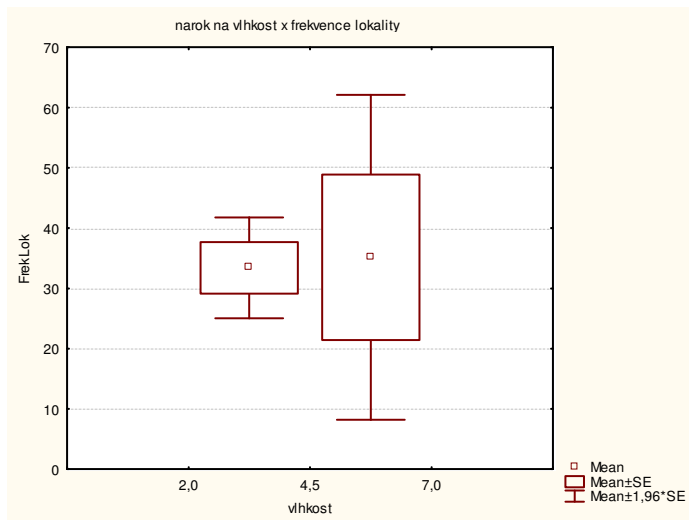
frekvence snímky 80			frekvence lokality 80		
vlastnost	p-value	r ²	vlastnost	p-value	r ²
chmýr	0,002	0,012	chmýr	0,001	0,012
teminal velocity	0,000	0,03	teminal velocity	0,000	0,019
výška	0,019	0,007	výška	0,000	0,021
10. oklep	0,000	0,053	10. oklep	0,000	0,021
míra endozoochorie	X	X	míra endozoochorie	0,000	0,019
počátek kvetení	0,000	0,022	počátek kvetení	0,000	0,043
doba kvetení	X	X	doba kvetení	0,001	0,012
světlo	0,000	0,054	světlo	0,000	0,062
teplo	0,003	0,011	teplo	X	X
kontinentalita	0,000	0,052	kontinentalita	0,000	0,071
vlhkost	0,000	0,074	vlhkost	0,000	0,03
vztah k živinám	0,004	0,01	vztah k živinám	X	X

Na jednotlivé průkazné vlastnosti jsem se podívala detailněji a porovnávala je v rámci snímků a lokalit. Nejvíce variability na frekvenci výskytu druhů vysvětlují nároky druhů na podmínky prostředí. Nejvýznamnější vliv ve snímcích má nárok druhů na vlhkost a ani na lokalitách není zanedbatelný. Z následujících dvou grafů vyplývá, že vlhkomilnější druhy se na lokalitách vyskytují častěji, zatímco ve snímcích jsou naopak méně časté.

Graf 24: Závislost nároku druhu na vlhkost na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,074$).

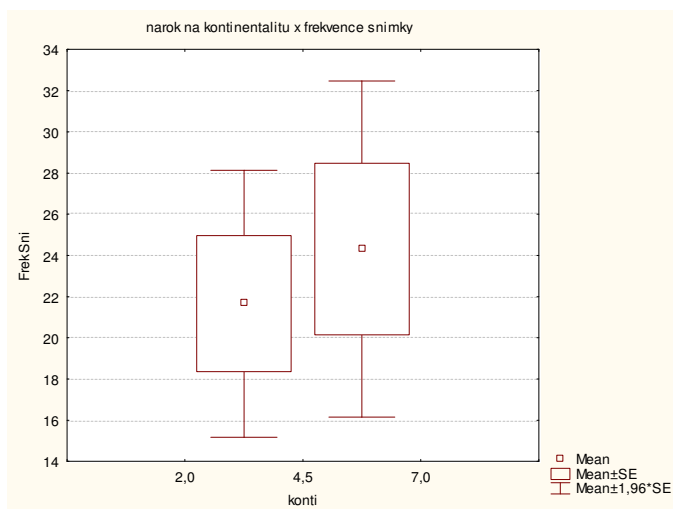


Graf 25: Závislost nároku druhů na vlhkost na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,03$).

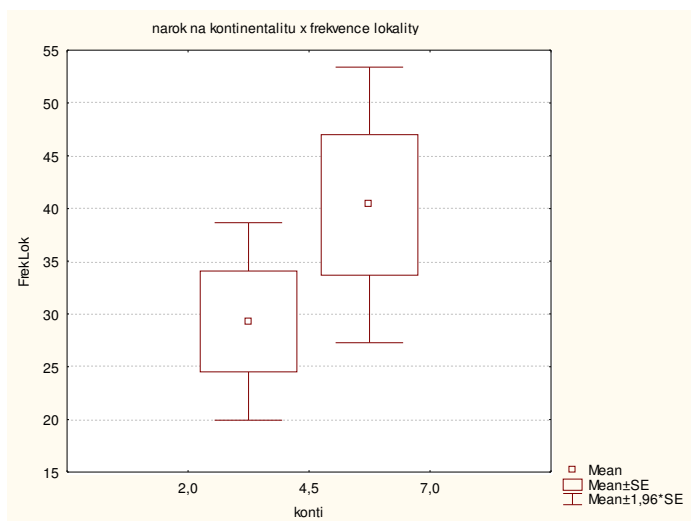


Pro výskyt na lokalitách měl z nároků na prostředí největší vliv na frekvenci výskytu druhů nárok na kontinentalitu. Kontinentálnější druhy se v obou případech vyskytují častěji.

Graf 26: Závislost nároku druhu na kontinentalitu na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,052$).

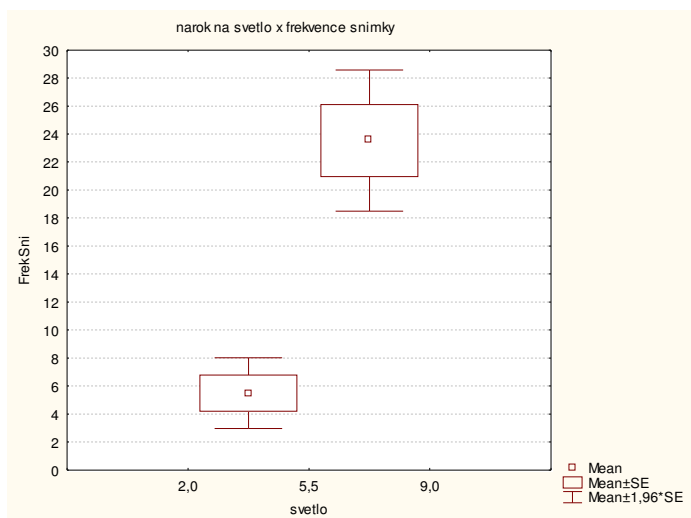


Graf 27: Závislost nároku druhů na kontinentalitu na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,071$).

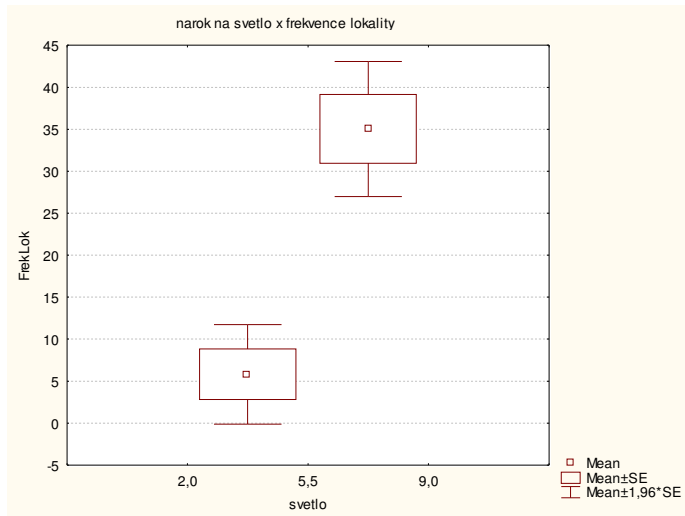


Dost variability vysvětluje ve snímcích i na lokalitách nárok druhů na světlo. Světlo milnější druhy se na obou úrovních vyskytují častěji (Graf 28 a 29).

Graf 28: Závislost nároku druhu na světlo na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,054$).

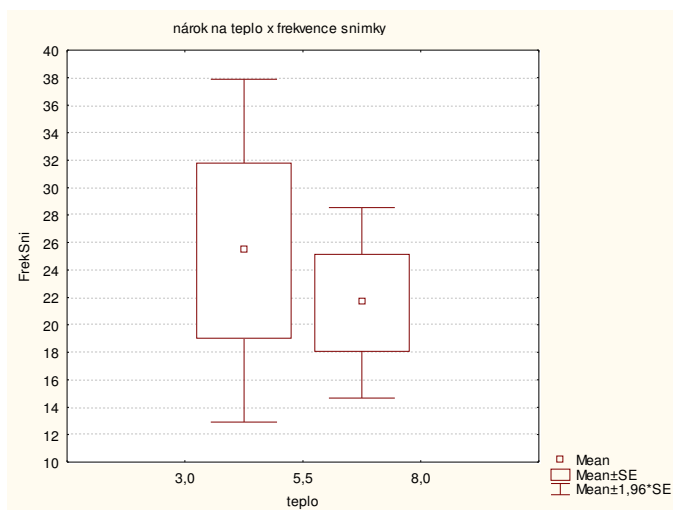


Graf 29: Závislost nároku druhu na světlo na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,062$).



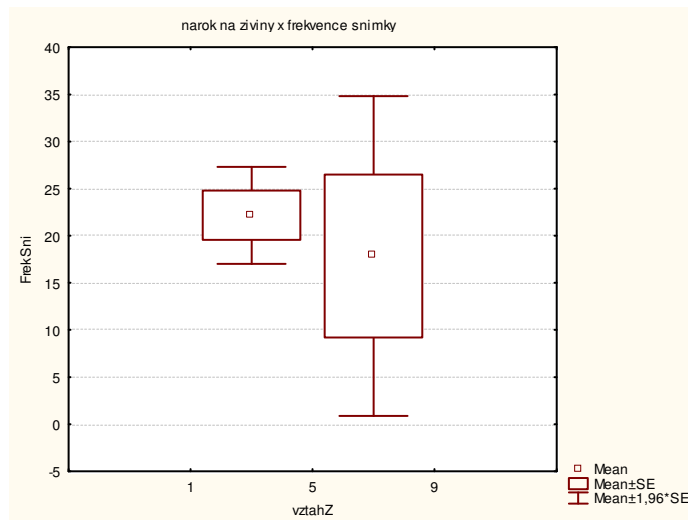
Pro snímky byl významný i nárok druhů na teplo. Teplomilnější druhy se ve snímcích objevovaly méně často (Graf 30).

Graf 30: Závislost nároku druhu na teplo na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,011$).



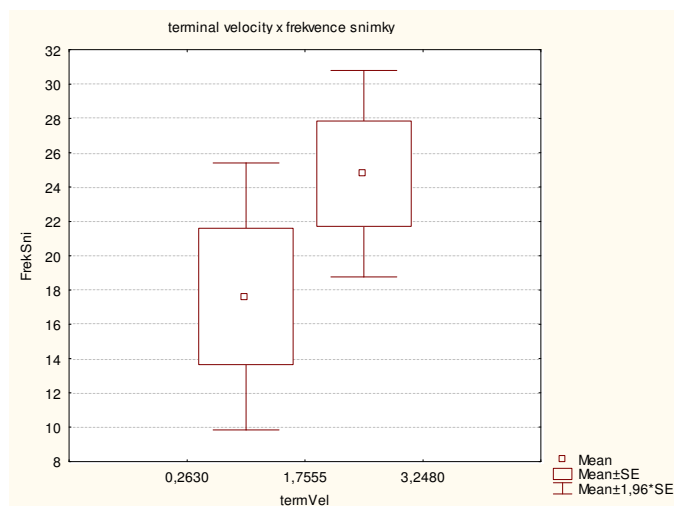
Na úrovni snímků vyšel významný vliv nároku druhů na živiny, na lokalitách vyšel nevýznamně. Z grafu 30 vyplývá, že se ve snímcích častěji vyskytují druhy méně náročné na živiny.

Graf 31: Závislost nároku druhů na živiny na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,01$).

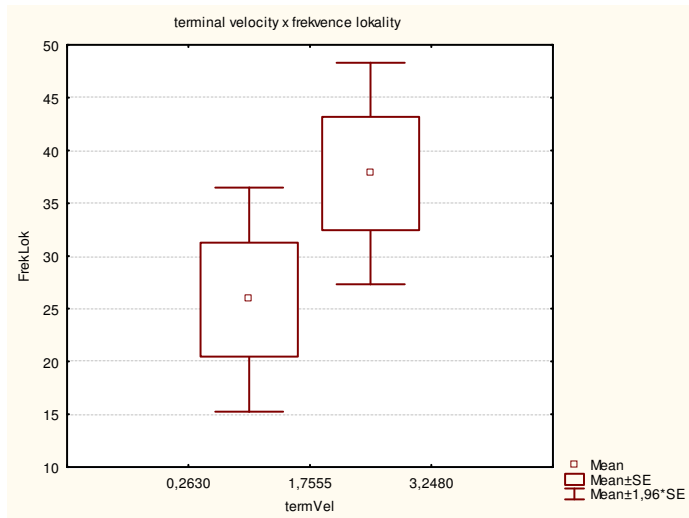


Na obou úrovních se ukázaly jako významné vlastnosti spojené s anemochorií – prezenze chmýru a terminal velocity. V obou případech platí, že druhy s lépe šířitelnými semeny větrem (s chmýrem a vyšší terminal velocity) se vyskytují méně často (grafy 32 - 35).

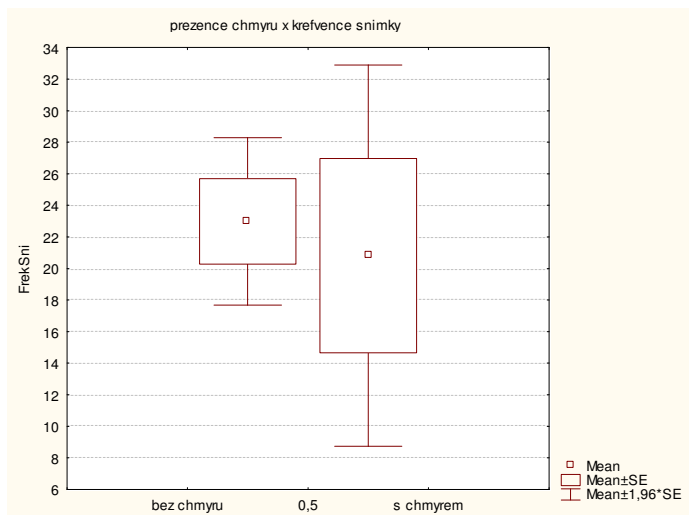
Graf 32: Závislost terminal velocity na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,03$).



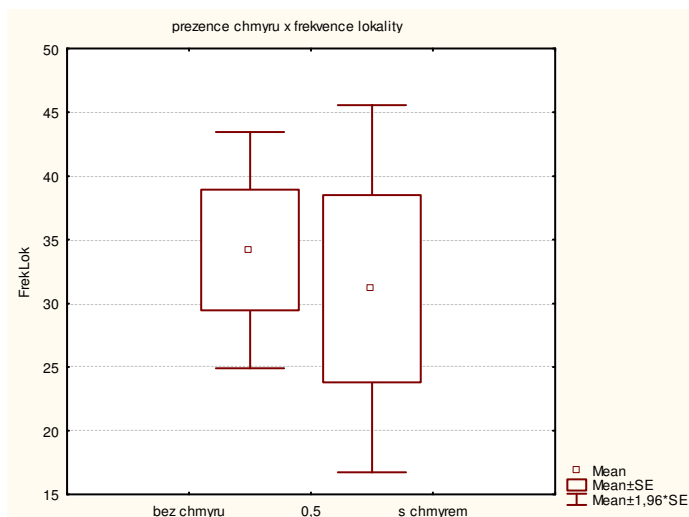
Graf 33: Závislost terminal velocity na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,019$).



Graf 34: Závislost prezenze chmýru na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,012$).

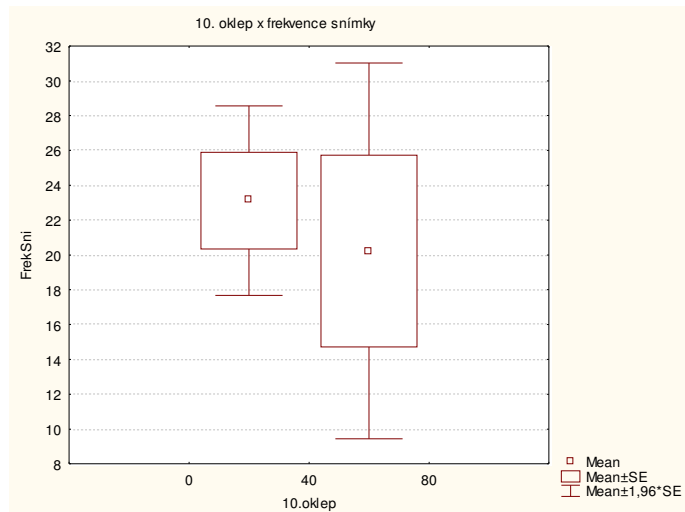


Graf 35: Závislost prezenze chmýru na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,012$).

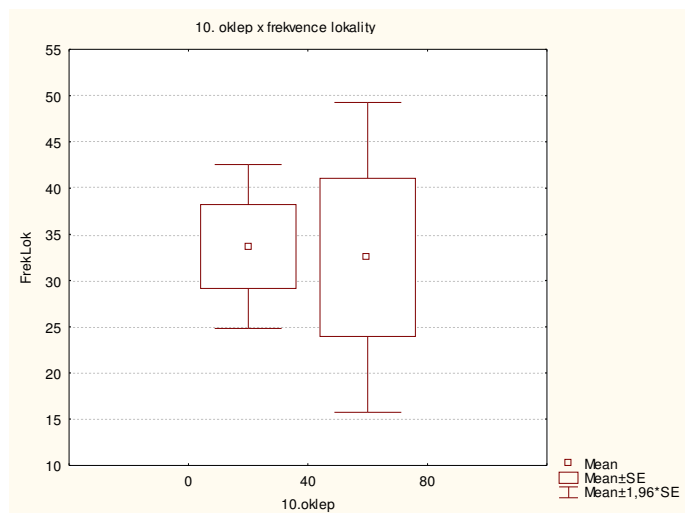


V následujících grafech 36 a 37 je vidět srovnání závislosti frekvence výskytu druhů na exozoochorii, která vysvětlila poměrně dost variability hlavně ve snímcích. V obou případech se častěji vyskytují druhy s horší schopností přilnout na zvířecí srst, na úrovni snímků je však tento rozdíl výraznější.

Graf 36: Závislost zbylých semen po 10. oklepu na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,053$).

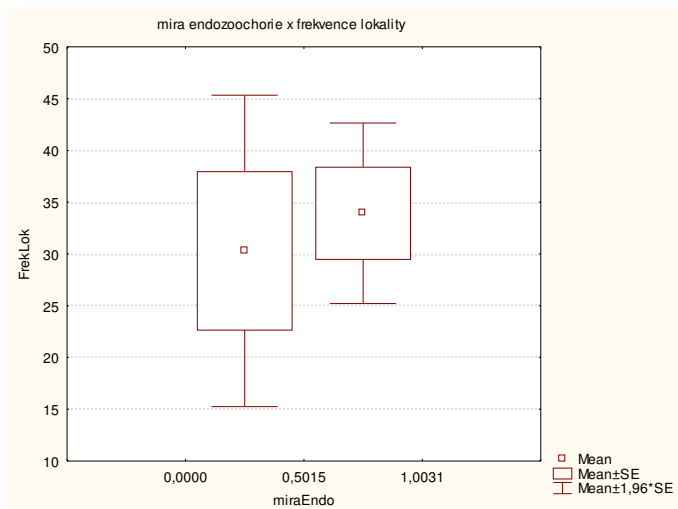


Graf 37: Závislost zbylých semen po 10. oklepu na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,021$).



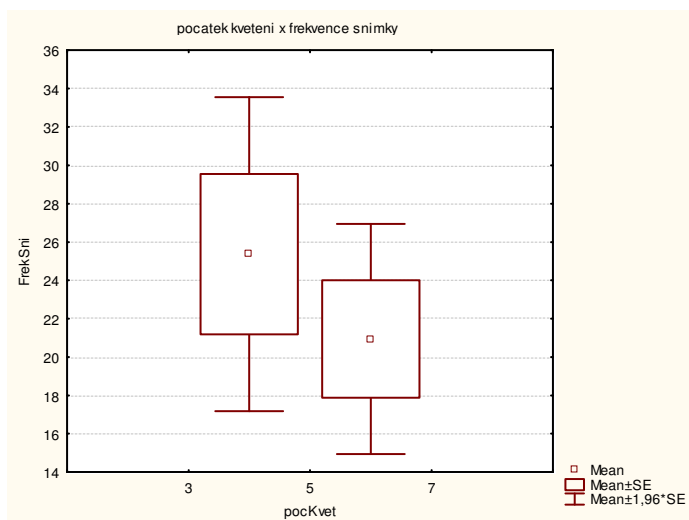
Šíření za pomoci endozoochorie vyšlo významně jen na úrovni lokalit a platí, že druhy se semeny lépe uzpůsobenými pro endozoochorii se na lokalitách vyskytují častěji (Graf 38).

Graf 38: Závislost míry endozoochorie na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,019$).

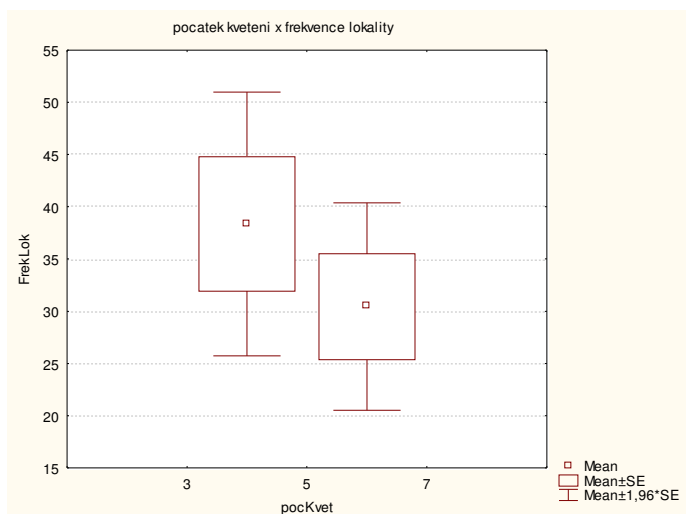


Nejvíce variability ve frekvenci výskytu druhů na lokalitách vysvětluje počátek kvetení, ale i ve snímcích byl významný. Druhy s časnějším počátkem kvetení se vyskytují obecně častěji (Graf 39 a 40). Doba kvetení má větší význam jen pro celé lokality, druhy s delší dobou kvetení se na lokalitách vyskytují častěji (Graf 40).

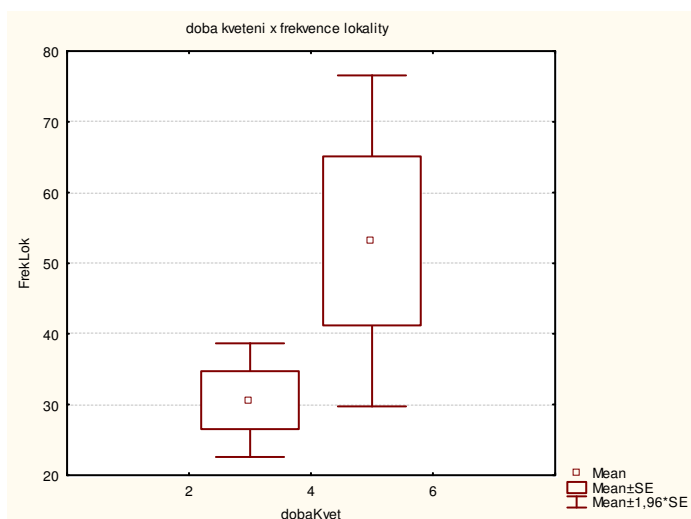
Graf 39: Závislost počátku kvetení druhu na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,022$).



Graf 40: Závislost počátku kvetení druhu na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,043$).

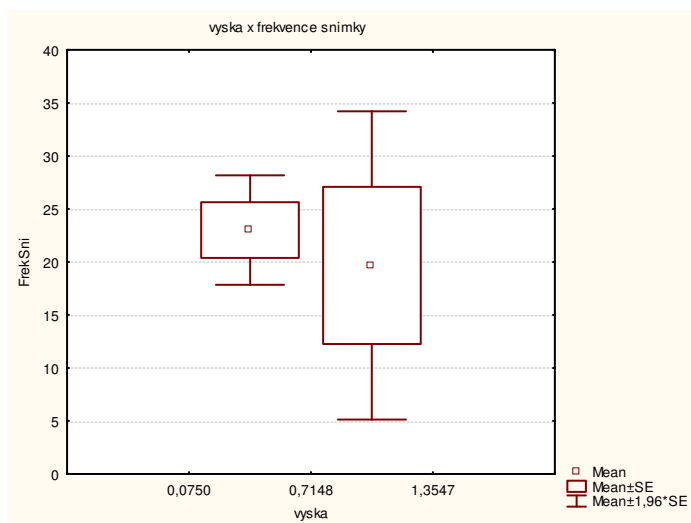


Graf 41: Závislost doby kvetení druhu na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,012$).

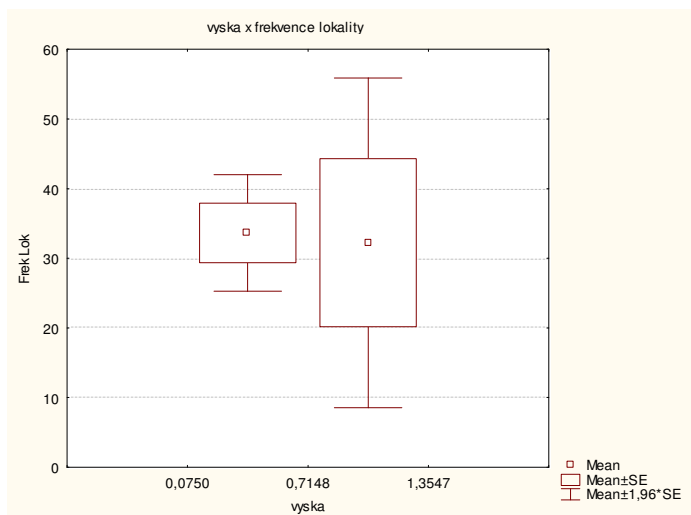


Na obou úrovních vysvětluje značný podíl variability i výška druhu, větší podíl má pro úroveň lokalit. Z následujících grafů vyplývá, že nižší druhy se obecně objevují častěji.

Graf 42: Závislost výšky druhů na frekvenci výskytu druhů ve snímcích ($r^2 = 0,007$).



Graf 43: Závislost výšky druhů na frekvenci výskytu druhů na lokalitách ($r^2 = 0,021$).



4 Diskuze

4.1 Vliv parametrů prostředí na druhové složení ve snímčích

Sebrané fytoocenologické snímky jsem se snažila doplnit stanovištními faktory, které mají vliv na druhové složení suchých trávníků a jsou snadno dostupné. K těm základním patří základní údaje pro fytoocenologické snímky, které jsem určila rovnou v terénu, jako zeměpisné souřadnice, sklon a expozice. Sklon jsem pak upřesnila z map vrstevnic a expozici z dat BPEJ. Z map jsem doplnila i rozlohu lokalit, kategorie geologického podkladu a přímou potenciální radiaci pro květen a prosinec, tyto dva faktory vyšly průkazně i v diplomové práci Chýlové (2005). Také vlastnosti půd se ukázaly jako významné pro složení druhů na stanovišti (Dupré et Diekmann, 1998; Dupré et Ehrlén, 2002), v mém případě by však nemělo smysl měřit pH nebo jiné vlastnosti týkající se chemismu půdy, protože ty se mohou se změnami managementu měnit (Römermann et al., 2005). Použila jsem tedy některé stálé vlastnosti z dat BPEJ (hloubka půd, skeletovitost). Z dat BPEJ jsem získala i klimatické údaje, ty však byly mezi lokalitami tak málo variabilní, že jsem je do analýz nakonec nepoužila. Studnička ve své práci (1980) zdůrazňuje i významný vliv vodního režimu, z rastrové mapy jsem za tímto účelem doplnila wetness index.

Způsob managementu v 50. ani v 80. letech se příliš neřídil abiotickými parametry lokalit (viz Graf 2), čímž potvrzuji výsledky Chýlové (2005) či Gerhardta et Fosterova (2002). Způsob managementu v minulosti závisel spíše na lidském faktoru, např. vzdálenosti od vesnice (Mozzkin et al., 1996) či na jiných neuvažovaných faktorech. Tento předpoklad byl nezbytný pro odlišení vlivu způsobu managementu v minulosti od vlivu abiotických parametrů stanovišť. Některé vybrané abiotické faktory však spolu úzce korelovaly, a proto musel být vždy jeden z nich vyloučen (např. sklonitost a skeletovitost).

Druhové složení suchých trávníků ve fytoocenologických snímčích je z abiotických podmínek nejvíce ovlivněno geologickým podkladem (viz Tab. 4). Ke stejnému výsledku ve své práci dospěla i Chýlová (2005), kde však druhové

složení odráželo absenci a prezenci druhů na celých lokalitách. To jen potvrzuje obecně známý fakt, že požadavky rostlinných druhů na substrát jsou odlišné. Dále vyšel signifikantní vliv na druhové složení pro zeměpisné souřadnice, expozici, typy půd, skeletovitost, potenciální přímou květnovou radiaci a zlogaritmovanou rozlohu. Vliv wetness indexu na druhové složení se ve snímcích překvapivě neprokázal. Ani hloubka půd, která by mohla s vodním režimem souviset, nevykazovala signifikantní vliv.

4.2 Vliv využití půdy v minulosti na druhové složení ve snímcích

Vlivu managementu na druhové složení suchých trávníků se zabývalo více prací (např. Austrheim et al, 1999; Dutoit, 1996; Wells et al., 1996; Römermann et al., 2005, Kahmen et al., 2002, Chýlová et Münzbergová, 2008). Většina z nich se věnovala změnám v druhovém složení společenstev v důsledku proměny složení půdy zapříčiněných managementem. Např. práce Römermann et al. (2005) porovnávala suché trávníky stepí dvě desítky let po kultivaci s těmi ze stepí bez zásadních zásahů člověka. Kultivace v minulosti ovlivnila strukturu i chemismus půd, a to vedlo nejen ke změně druhového složení, ale i k nižší vyváženosti a menší druhové bohatosti. Obdobné závěry uvádí práce Dutoit (1996) a Wells et al. (1976) pro společenstva suchých vápnomilných trávníků. V posledních letech vzrostl zájem o biologické charakteristiky druhů vázané na určité typy managementu (Hobbs, 1997).

Suché trávníky na Litoměřicku jsou společenstva s velmi dynamickými proměnami ve způsobu využití půdy, ke kterým došlo hlavně v rozmezí 50. a 80. let 20. století. Z plochy všech lokalit (165 ha) se pouze na 23 % plochy hospodařilo v 80. letech stejným způsobem jako v letech 50., na zbylé ploše došlo ke změnám v managementu. Nejčastější přeměnou byly pastviny vzniklé z převážné části bývalých polí. Jako nově vzniklá vhodná stanoviště pro kolonizaci suchými trávníky lze vnímat i větší část zaniklých vinic a chmelnic, které se v 80. letech na studovaném území již nevyskytovaly. Celkově v rámci sledovaných lokalit značně převládl vznik nových stanovišť nad zánikem těch

stávajících (Chýlová, 2005). Tak velké změny v managementu by na druhové složení mohly mít značný vliv.

Nejdřív jsem testovala management v minulosti pomocí RDA s centrováním a standardizací přes druhy, abych zvýšila váhu vzácných a méně pokravných druhů. Bez odečtení efektu prostředí vysvětluje způsob využití půdy méně variability než abiotické faktory dohromady, má však větší vliv než jakýkoli samostatný abiotický faktor. Po rozdělení historie do dvou období má průkazný vliv pouze historie z 80. let 20. století. Po odečtení vlivu prostředí pomocí kovariát vyšla průkazně pouze historie pro 80. léta. Zkoušela jsem i RDA jen s centrováním přes druhy. Kromě čistého efektu managementu v 80. letech vyšla významně i historie pro oba časové řezy dohromady.

Obdobné výsledky vyšly i Chýlové (2005) pro druhové složení na celých lokalitách, ale průkazný efekt na druhové složení měl i způsob využití půdy v 50. letech 20. století. Druhové složení na celých lokalitách možná lépe odráží management v minulosti než jen snímky. Také to může být způsobeno tím, že Chýlová (2005) zahrнула do analýz méně parametrů prostředí, takže byl efekt prostředí nižší.

Z uvedených výsledků můžeme usuzovat, že větší vliv na druhové složení má recentnější historie, což potvrzuje i práci Kahmen et al. (2002). Nevíme ale, jak hluboko do minulosti vliv managementu zasahuje. Některé studie trávníků, stejně jako tato ukázaly, že i po více než dvaceti letech je vliv na složení vegetace patrný (Kahmen et al., 2002, Römermann et al., 2005). Ve studiích pro lesní společenstva byl efekt managementu prokázán dokonce i po více než sto letech (Motzkin et al., 1999; Gerhardt et Foster, 2002). To poukazuje na potřebu dlouhodobých studií.

4.3 Jak spolu korelují jednotlivé druhové vlastnosti?

Mezi vlastnosti druhů, jsem se snažila zařadit ty, které jsou důležité jak pro kolonizaci druhu, tak pro udržení se druhu na stanovišti. Z vlastností spjatých s disperzí korelovala prezence chmýru negativně s terminal velocity a pozitivně s parametry spojenými s exozoochorií (viz Tab. 6). V mnoha pracích již bylo

ukázáno, že prezence chmýru u semen zvyšuje jejich schopnost přenosu za pomoci větru snížením terminal velocity a zároveň zlepšuje jejich přilnavost na srst zvířat (Sorensen, 1986; Fischer et al., 1996). Neprokázala se spojitost mezi exozoochorií a výškou rostliny, přestože čím je rostlina vyšší (jen do určité míry), tím se zvyšuje pravděpodobnost zachycení jejích diaspor na srsti zvířete. V pokusu Fischera et al. (1996) bylo ve vlně ovce nalezeno více jak 88 % semen rostlin vyšších 60 cm a jen 1 % zachycených semen bylo z druhů nižších 20 cm. Výška rostlin však koreluje s hmotností semen, což bylo ukázáno i ve studiích Leishman et Westoby (1994), Leishman et al. (1995). Tato korelovanost se ukazuje shodně pro rostlinné druhy z mnoha různých prostředí a má různá fylogenetická pozadí (Leishman et al., 1995). Míra endozoochorie s ničím výrazně nekoreluje, přestože např. lehká malá kulovitá semena s tužším a odolnějším obalem přežijí spíše strávení zvířetem (Mouissie et al., 2004). Parametry kvetení nepřekvapivě vzájemně korelují mezi sebou a počátek kvetení navíc koreluje s výškou a s parametry exozoochorie. Nižší druhy často kvetou časněji, aby předešly zastínění vyšší rostliny (Slavíková, 1983). U suchých trávníků by však kompetice vzhledem k nepříznivosti stanoviště neměla hrát velký vliv (Chytrý et al, 2007).

Mezi vlastnostmi spojenými s udržení se na stanovišti spolu nejvýrazněji (negativně) korelují nároky druhů na půdní reakci a na živiny. To vyplývá s faktu, že suché trávníky jsou živinami chudá společenstva s neutrální či zásaditou půdní reakcí (Chytrý et al, 2007). Se vztahem druhů k živinám výrazně koreluje i jejich nárok na vlhkost, vlhkomilnější druhy často vyžadují úživnější podmínky prostředí. Čekaně spolu velmi negativně koreluje nárok druhů na světlo s nárokem na vlhkost a s nároky na živiny, což je u druhů na otevřených stanovištích s chudým minerálním podkladem dobře patrné.

4.4 Jaké druhové vlastnosti nejlépe vysvětlují reakci druhů na historii stanoviště?

Odpověď druhů na management v 80. letech, v podobě jejich výskytu ve fytoecologických snímcích, jsem se pokusila vysvětlit vlastnostmi těchto druhů. Zároveň jsem se snažila porovnat je s výsledky na úrovni lokalit (dostupný

seznam absence / prezenze druhů na celých lokalitách z diplomové práce Chýlové (2005)). Za tím účelem jsem použila analýzy lineární regrese. Rozdíl v zaznamenávání pokryvnosti druhů ve snímcích (pomocí Braun-Blanquetovy škály o sedmi stupních) a absence / prezenze druhů na lokalitách jsem se snažila odfiltrovat standardizací přes druhy v předcházející analýze RDA, pro zjištění pozice druhů na 1. kanonické ose.

Ve snímcích mají největší vliv na management v minulosti parametry týkající se schopnosti druhů šířit se za pomoci větru (prezenze chmýru a terminal velocity, viz Tab. 7 a 8). Z reakce druhů na to samé období na lokalitách vysvětluje z mnou vybraných vlastností nejvíce variability exozoochorie. Na úrovni lokalit vysvětluje variabilitu i hmotnost semen, což je vlastnost spojená jak se šířením, tak s perzistencí druhu (zásoby pro počáteční růst semenáčků). Z parametrů pro udržení se na stanovišti vyšel jako významný pouze nárok druhů na vlhkost, a to pouze pro snímky. Rozdíly ve výsledcích mezi lokalitami a snímky v nárocích na prostředí bych přikládala hlavně tomu, že snímky sebrané na lokalitách byly menší rozlohy. V důsledku toho je nejen jejich podklad ale i celkové podmínky homogennější oproti celým lokalitám (Barkman, 1989). Pokud byla lokalita z části zarůstající keři či borovičkami, což je pro suché trávníky bez pravidelného managementu typické (Kahmen et al., 2002), snímek většinou spadal jen do její zastíněné, či jen do osluněné části. Navíc jsem snímky nebrala přímo z okrajů lokalit, takže na rozdíl od celých lokalit, kde se uplatňoval „edge effect“, více postrádaly druhy okolních stanovišť. Právě výsledek průkazného vlivu historie managementu na nároky druhů na vlhkost pouze na úrovni snímků, bych přikládala právě větší homogenitě menší plochy snímků. V rozdílech může ale hrát roli i starší minulost lokalit, už proto, že suché trávníky na Litoměřicku prošly ve 20. století dynamickými změnami v managementu (Chýlová, 2005). Jednou dnes souvislou lokalitou mohla procházet hranice mezi odlišnými způsoby managementu, což větší heterogenitě lokalit oproti snímkům jen nahrává.

Ostatní rozdíly mezi oběma úrovněmi nejsem schopná zdůvodnit, proto jsem se na vliv historie podívala z pohledu jednotlivých průkazných vlastností. Vzhledem k pěti kategoriím využití půdy v minulosti (pastvina, les, pole, cesta a mez) nebyla interpretace výsledků zrovna jednoduchá. Rozhodla jsem se ji

vztáhnout na hlavní protichůdné směry 1. kanonické osy RDA analýzy (viz Graf 5), kterými byla bývalá pole v záporném a lesy v kladném směru.

Na bývalá pole z 80. let jsou vázány více druhy s chmýrem a s nižší terminal velocity, která indikuje lepší rozptyl za pomoci větru. Chmýr u druhů zvyšuje schopnost šířit se jak za pomoci větru, tak lépe přilnout na zvířecí srsti a dostat se prostřednictvím zvířete do větší vzdálenosti (Sorensen, 1986; Fischer et al., 1996). Druhy na polích mají tedy oproti lesu lepší potenciál pro šíření na větší vzdálenosti pomocí anemochorie, což podporuje domněnku, že v 80. letech na polích nebyly žádné druhy suchých trávníků a musely se tam odněkud poměrně rychle došít. Zatímco v lese není anemochorie příliš efektivní kvůli hustotě porostu (Greene et Johnson, 1996). Mnoho studií potvrdilo, že lesní druhy mají celkově nižší potenciál pro šíření (Ehrlén et Eriksson 2000; Graae et Sunde, 2000) a Ehrlén et van Groenendael (1998) označili nízkou schopnost šíření dokonce jako největší překážku pro obnovu lesů po období kultivace lesa. Potenciál pro exozoochorii však vyšel silněji pro plochy s historií lesa oproti bývalým polím. To může být způsobeno skutečností, že v době zarůstání polí v okolí značně ubylo pastvy (Chýlová, 2005), a proto pro tento způsob disperze chyběla větší příležitost a druhy s přilnavými semeny se na bývalá pole nedostaly. Graae et Sunde (2000) na druhou stranu ukázali, že druhy sekundárních lesů mají většinou malá semena, na rozdíl od druhů primárních lesů, které pro exozoochorii vykazují vysoký potenciál. V této studii ale nebyly brány v potaz korelace mezi vlastnostmi, takže je otázkou, zda jsou její závěry správné (Verheyen et al., 2003).

Suchomilnější druhy jsou ve snímcích vázány spíše na bývalé lesy, zatímco ty s vyššími nároky na vlhkost vykazují vazbu víc na bývalá pole. To vede k domněnce, že stínomilné a vlhkomilné druhy lesů se po deforestaci na svých stanovištích dlouho neudrží, přestože se vyznačují přechodnou semennou bankou (Graae et Sunde, 2000). Nepodporuje to však příliš předpoklad, že nová kolonizace pole pravděpodobně proběhla ve větší míře z okolních otevřených stanovišť, díky lepší schopnosti tamějších druhů šířit se na větší vzdálenosti a inklinovat více ke světlu (Greene a Johnson, 1996).

Na lokalitách měla na odpověď druhů na bývalý management vliv hmotnost semen. Druhy s lehčími semeny jsou vázány spíše na pole, než na les z 80. let. To

potvrzuje teorii, že velikost a hmotnost semen druhů se zvětšuje se zvyšujícím se zastíněním stanoviště (Metcalfé et Grubb, 1995). Z velkých těžkých semen klíčí semenáčky, které mají lepší přístup ke světlu, díky rychlejšímu převýšení okolní konkurenční vegetace (Westoby et al., 1996). Větší semena jsou tedy výhodnější především na stanovištích s vysokou kompeticí (Poschlod, 2005).

Pokud úroveň snímků a lokalit sloučíme, tak na bývalý les (oproti bývalému poli) jsou vázány spíše potenciálně exozoochorní, suchomilnější druhy s těžšími semeny bez chmýru, s menším potenciálem šířit se větrem a vzdušnými proudy. Tento výsledek se z části kryje s vlastnostmi typickými pro druhy sekundárního lesa (Graae et Sunde). Pro detailnější interpretaci vazby druhů na bývalá pole jsem provedla další analýzy.

4.5 Jaké vlastnosti druhů nejlépe vysvětlují reakci druhů na bývalá pole?

V této části jsem se věnovala odezvě druhů na bývalá pole z 80. let, oproti odpovědím na ostatní způsoby využití půdy (pastvina, les, mez, cesta). Předpokládala jsem výrazněji odlišné vlastnosti od ostatních způsobů managementu, protože se na bývalých polích v 80. letech nevyskytovaly žádné přirozeně došířené druhy a muselo dojít k rekolonizaci stanoviště. Navíc zde probíhaly výraznější zásahy člověka, než u ostatních kategorií managementu (hnojení, orba atd.). Pro tento účel jsem provedla analýzy postupné lineární regrese, kde byla závislou proměnnou pozice druhů na 1. kanonické ose z lineární analýzy RDA (viz Graf 5) a nezávislými proměnnými byly vlastnosti druhů. Kvůli silným korelacím jsem některé vlastnosti z analýzy vyloučila (nalepená semena, konec kvetení a nárok druhů na půdní reakci).

Na úrovni fytoocenologických snímků vysvětlil nejvíce variability nárok druhů na vlhkost a na živiny, zatímco na úrovni lokalit vykazoval větší vliv pouze nárok na kontinentalitu (viz Tab. 9 a 10). Tento rozdíl nejspíš opět vyplývá z větší heterogenity na lokalitách. Ve snímcích vyšel silný vliv prezence chmýru a terminal velocity. Pro celé lokality vyšla průkazně výška druhu a okrajově průkazně hmotnost semen. Všechny tyto parametry se nějakým způsobem mohou

vázat k disperzi pomocí větru a vzdušných proudů, protože lehčí semena bez chmýru, či ta těžší semena s chmýrem, s nízkou terminal velocity, výše umístěné na rostlině se budou větrem dobře šířit na velké vzdálenosti a naopak (Nathan et al., 2002; Tackenberg et al., 2003).

Bližší pohled na závislosti jednotlivých vlastností druhů na pole z 80. let ukázal, že druhy s vyššími nároky na půdní dusík, respektive na živiny v půdě, se více vyskytují ve snímcích na bývalých polích. Takový výsledek je naprosto logický. Pole byla často hnojená, a stala se tak živinami bohatší (Gough et Mars, 1990), navíc tu usídlovaly ruderalní druhy (Grime, 1979). Pokud se tedy na bývalá pole dostaly druhy s menšími nároky na živiny, udržely se tam s menší pravděpodobností, než druhy s vyššími nároky na živiny, které mívají i větší schopnost kompetice (Slavíková, 1983). (Pohybujeme se samozřejmě ve spodní části Ellenbergovy škály.) To dokládají studie s druhem *Brachypodium pinnatum* (Bobbink et al., 1988; Hurst et John, 1999), které ukazují, že tento druh dominuje na místech se zvýšeným množstvím živin v půdě (především dusíku) a postupně vytlačuje ostatní druhy. Na bývalých polích se ve snímcích více vyskytují i vlhkomilnější druhy, což s úživností nejspíš také souvisí. Na lokalitách s historií pole se častěji vyskytují oceaničtější druhy, které bývají také vlhkomilnější (Slavíková, 1983).

Stejně jako v předchozí kapitole vyšly vázanější na bývalá pole druhy lépe přizpůsobené anemochorii. Tento výsledek je nejspíš spojen s rychlostí kolonizace. Nevyšel však významný potenciál pro exozoochorii, nejspíš z důvodů vztažení těchto výsledků oproti všem ostatním využitím půdy, nejen oproti lesům. S šířením souvisí i výška druhu, úzce spojená s výškou umístění semen. Vyšší druhy jsou vázány více na bývalá pole v 80. letech. Tento výsledek nejspíš souvisí s kolonizací a udržením se na těchto stanovištích druhy s vyššími nároky na živiny. Takové druhy se často dorůstají větších výšek (). Také to potvrzuje teorii, že vyšší druhy jsou navíc úspěšnější ve vztahu k šíření za pomoci větru (Nathan et al., 2002). Na pole z 80. let jsou vázány více druhy s větší hmotností semen. V několika studiích byla ukázána pozitivní korelace mezi velikostí semene a výškou rostliny (Foster et Janson, 1985), nebyla však uspokojivě vysvětlena. Vyšší hmotnost semen by mohla souviset s větším potenciálem pro kompetici

mezi druhy na stanovišti s více živinami. Spojitost mezi hmotností semene a živností půdy však také není jednoznačně prokázána (Leishman et al., 2000).

Po odhlédnutí od dvou úrovní studia tedy vyšlo, že druhy vázané na bývalá pole jsou vyšší, méně kontinentální, vlhkomilnější, s vyššími nároky na živiny a jejich diaspory jsou adaptovány na šíření za pomoci anemochorie (prezence chmýru, nižší terminal velocity a větší výška rostliny).

Předpokládala jsem, že vlastností se silnějším vlivem na historii vyjde podstatně více. Možná jsem tedy nezvolila nejvhodnější vlastnosti druhů. Z jiných prací mě napadá produkce semen na jednotku plochy, produkce nadzemní biomasy (Tremlová et Münzbergová, 2007), nebo již zmíněná semenná banka (Geertsema et al, 2002). Maurer et al. (2003) do své práce zahrnula i životní formu druhů, což jsem měla rovněž v úmyslu. Převážnou většinou studovaných druhů v této práci ale tvoří hemikryptofyty, které jsou pro společenstva suchých trávníků typické (Chytrý et al., 2007), a tak jsem tuto vlastnost kvůli nízké variabilitě nakonec nepoužila. Vlastností druhů rostlin je mnoho a postihnout takové penzum v rámci jedné diplomové práce není časově zrovna reálné.

4.6 Jak závisí frekvence výskytu druhu na vlastnostech rostlin?

Pro zodpovězení této otázky, jsem použila postupnou log-lineární regresní analýzu, protože frekvence druhů se blížila Poissonovu rozložení. Na frekvenci výskytu druhů ve snímcích významně působí velké množství faktorů.

Všechny zjišťované nároky druhu na prostředí významným způsobem ovlivňují frekvenci výskytu druhů ve snímcích a ze zjišťovaných vlastností druhů vysvětlují dohromady podstatně větší podíl variability než vlastnosti spojené s disperzí (okolo 20 %). Podle významu jde postupně o nárok druhů na vlhkost, světlo, kontinentalitu, teplo a vztah k živinám. Na úrovni lokalit vysvětlovaly nároky druhů frekvenci výskytu o něco méně, konkrétně šlo o nároky na kontinentalitu, světlo a v poslední řadě vlhkost (viz Tab. 11). Výsledky týkající se perzistence druhu jsou si tedy na obou úrovních ploch podobné, přestože nárok na živiny ani na teplo nehrál ve snímcích významnou roli. Malý rozdíl v množství

vysvětlené variability je asi snadno postižitelný větší homogenitou snímků o menší rozloze.

Z vlastností spojených s šířením vysvětluje více variability ve snímcích přilnavost semen (exozoochorie), po té terminal velocity (anemochorie) a s oběma způsoby disperze spojená prezence chmýru. K průkazným vlastnostem na celých lokalitách patřily poměrně rovnoměrně parametry pro všechny měřené způsoby disperze, včetně míry endozoochorie. Různí disperzní činitelé přenášejí semena lišící se svými parametry, včetně odlišných nároků na stanoviště a různé schopností kompetice (Bonn et Poschlod, 1998). Např. malá lehká semena s nedostatkem živin se sice došíří téměř všude, ale nebudou schopná udržet se ve stínu pod keřem, zatímco o kousek dál na otevřené ploše už ano. A malá plocha fytoecologického snímku není schopná tuto diverzitu, která je v rámci celé lokality, postihnout. Roli ve frekvenci výskytu druhů ve snímcích hrál i počátek kvetení a výška rostliny, což jsou vlastnosti spojené zároveň s perzistencí i šířením druhů. Na lokalitách tyto vlastnosti vysvětlily mnohem více variability a navíc měla na frekvenci výskytu vliv i délka doby kvetení. Tenhle rozdíl bych v největší míře přikládala většímu množství druhů na lokalitách.

Na závislosti mezi frekvencí výskytu druhů a druhovými vlastnostmi jsem se opět zaměřila jednotlivě. Na obou úrovních ploch měl významný vliv nárok druhů na vlhkost, u snímků vysvětloval největší podíl variability. Ukázalo se, že vlhkomilnější druhy se na lokalitách vyskytují častěji, zatímco ve snímcích jsou naopak méně časté. Ve společenstvech suchých trávníků na otevřených stanovištích by člověk čekal spíše suchomilné druhy. Na opačný výsledek může mít vliv časté zarůstání lokalit keřem a borovičkami a postupná změna podmínek na stanovišti. Také mohla výsledek ovlivnit značná ekologická valence některých druhů pro tento faktor. U takových druhů nebyl nárok na vlhkost započítán do analýzy, a tak možná výsledný vzorek nebyl dostatečně reprezentativní. Silný vliv především na lokalitách vykazuje nárok druhů na kontinentalitu, kdy se kontinentálnější druhy v obou případech vyskytují častěji.

Rozdíl mezi nároky druhů na kontinentalitu nebyl příliš velký, pohyboval se převážně od druhů oceanických po druhy subkontinentální. A přesto to, že je *Bromion erecti* svaz širokolistých subatlantických trávníků (Chytrý et al., 2007),

je tento výsledek vzhledem k poloze studované oblasti v rámci Evropy očekávatelný. Převaha světlomilných druhů na obou úrovních ploch také není výsledek nijak překvapivý. Rostliny ze suchých trávníků jsou adaptovány na dostatek světla a vyšší teploty pro kompenzaci nedostatku vody a živin v půdě během vegetačního období (Chytrý et al., 2007). Na první pohled této teorii odporuje moje zjištění, že se teplomilnější druhy ve snímcích objevovaly méně často. Nárok druhů na teplotu ale nebyl až tak významný, jako ty předešlé a podporuje jej skutečnost, že druhy suchých trávníků musí být schopny kromě tepla snášet i velké zimy v noci díky značnému tepelnému vyzařování. Teplotní rozdíly nevznikají jen mezi dnem a nocí, ale i mezi létem a zimou, především díky mělké sněhové pokrývce (Slavíková, 1983). Na úrovni snímků vyšel významný i vliv nároku druhů na živiny, kdy se častěji vyskytují druhy na živiny nenáročné, což vzhledem k podkladu suchých trávníků nepotřebuje bližší komentář.

Na obou úrovních ploch platí, že druhy s lépe šířitelnými semeny větrem (přítomnost chmýru a nižší terminal velocity) se objevují méně často. V obou případech se také častěji vyskytují druhy s horší schopností přilnout na zvířecí srst. Šíření za pomoci endozoochorie vyšlo významně jen na úrovni lokalit a platí, že druhy se semeny lépe uzpůsobenými pro endozoochorii se na lokalitách vyskytují častěji. Z těchto skutečností usuzuji, že pro suché trávníky jsou výhodnější větší těžší kulovitá semena bez přídatných struktur, která se těžko zachytí na srsti, vítr je daleko nepřenesou a lépe přežívají průchod traktem zvířat (Mouissie et al., 2004). To nahrává teorii, že těžká velká semena jsou úspěšnější v nepříznivých podmínkách (Willson, 1983; Westoby et al., 1996), ve kterých se společenstva suchých trávníků vyskytují. Právě vyšší hmotnost semen u častěji se vyskytujících druhů suchých trávníků ukázali Maurer et al. (2003). Předpokládané vlastnosti semen však nekorespondují s uznávanou myšlenkou, že větší množství malých lehkých semen je výhodnější v prostředí otevřené krajiny s disturbancemi, tedy ve fragmentované krajině (Westoby et al., 1996). Podle mých výsledků se sice taková semena mezi lokalitami za pomoci větru a zvířat šíří, často se ale na lokalitách dlouho neudrží. Významnou roli tu navíc může hrát také semenná banka, ale tu jsem bohužel neměřila.

Spíše na lokalitách, ale i ve snímcích se objevují častěji nižší druhy. Extrémnější podmínky stanoviště zvýhodňují více specializované druhy, než ty

konkurenčně silnější a zabraňují tak výraznější mezidruhové kompetici, která často souvisí s větší výškou rostlin (Chytrý et al., 2007). Poslední vlastností, která má vliv na výskyt druhů, je kvetení, které vyšlo mnohem významněji na úrovni lokalit. Druhy s časnějším počátkem kvetení se vyskytují obecně častěji a výhodnější je i delší doba kvetení (jen pro lokality). Na kosených a pasených územích může právě časně kvetení druhů pomoci zajistit jejich úspěšnou reprodukci (Poschlod et Jackel, 1993). Tato strategie může souviset i se suššími podmínkami na stanovištích suchých trávníků. Jarní dostatek vláhy poskytuje lepší podmínky nejen pro kvetení, ale i pro zrání semen. Delší doba kvetení zvyšuje pravděpodobnost úspěšnosti reprodukce rostlin (Maurer et al, 2003), zvláště pro druhy bez trvalé semenné banky.

Ukázalo se, že ve fragmentovaných suchých trávnících se vyskytují častěji nižší, časně kvetoucí, světlomilné, subkontinentální druhy s menšími nároky na živiny a se semeny dobře přizpůsobenými k endozochorii, ne však k anemochorii či exozochorii. Na frekvenci výskytu se tedy uplatňují vlastnosti spojené s disperzí pro (re)kolonizaci i s perzistencí pro udržení se na stanovišti, perzistence se ale zdá být mnohem důležitější. Větší význam perzistence než šíření pro frekvenci výskytu druhů suchých trávníků vyšel i v jiných studiích (Eriksson et Jacobsson, 1998; Maurer et al., 2003), neprokázal se v nich ale téměř žádný vliv vlastností týkajících se disperze. Ve studii Maurer et al. byly častější druhy s časným počátkem a dlouhou dobou kvetení, klonální životní formou a s těžšími semeny. Důvodem menšího vlivu vlastností spojených s disperzí může být nedostatečná výměna semen mezi lokalitami v důsledku vzrůstající fragmentaci a následné izolovanosti. Také jsem ale nevzala v potaz šíření druhů za pomoci člověka, které může hrát v tomto typu krajiny také významnou roli (Bonn et Poschlod, 1998). Existují ale i studie, kde pro frekvenci výskytu druhů vyšel silnější vliv potenciálu pro šíření (Kolb et Diekmann, 2005; Tremlová et Münzbergová, 2007).

5 Závěr

Cílem této práce bylo zjistit, které vlastnosti druhů mají vliv na způsob využití půdy v minulosti ve fragmentované krajině suchých trávníků na Litoměřicku, prostřednictvím odpovědí druhů jejich složením ve fytoocenologických snímcích. To jsem se pokusila provést spojením znalostí parametrů stanovišť včetně jejich historie, druhového složení ve fytoocenologických snímcích a v neposlední řadě znalostí samotných vlastností rostlin ve snímcích. Výsledky jsem navíc měla možnost porovnat s druhovým složením na celých lokalitách. Také jsem se nažila zodpovědět, jaké vlastnosti druhů mají vliv na frekvenci výskytu ve snímcích a na celých lokalitách.

Práce potvrdila skutečnost, že změny ve způsobu managementu v historii mají na druhové složení prokazatelný vliv i po odfiltrování abiotických podmínek s tím, že směrem do minulosti vliv způsobu využití půdy klesá. Odpověď druhů suchých trávníků na management v minulosti vysvětluje překvapivě málo jejich vlastností. Jedním z důvodů může být i moje volba pro tento účel nevhodných vlastností druhů. Druhy vázané na bývalé lesy jsou oproti druhům vázaným na bývalá pole suchomilnější, produkují spíš těžší semena bez chmýru adaptované hlavně na přenos exozoochorií, a vykazují menší potenciál pro šíření větrem a vzdušnými proudy. Druhy vázané na bývalá pole jsou oproti těm vázaných na ostatních managementech (les, pastvina, mez, cesta) vyšší, méně kontinentální, vlhkomilnější, mají vyšší nároky na živiny a jejich diaspory jsou adaptovány především na šíření za pomoci anemochorie, díky prezenci chmýru, nižší terminal velocity a v neposlední řadě již zmíněnou výškou rostliny. Druhy tedy reagují na historii vlastnostmi souvisejícími jak s šířením, tak i se schopností druhu na stanovišti vytrvat.

Dále jsem chtěla zjistit, které vlastnosti ovlivňují frekvenci výskytu druhů ve fytoocenologických snímcích. Častěji se ve snímcích vyskytovaly nižší, časně kvetoucí, světlomilné, subkontinentální druhy s menšími nároky na živiny a se semeny dobře přizpůsobenými pro endozoochorii, méně však k anemochorii či exozoochorii. Více variability vysvětlovaly vlastnosti spojené s perzistencí druhu, než s jeho šířením. Rostliny ale charakterizuje spousta dalších vlastností, kterými jsem se ve své práci nezabývala.

Rozdíly ve výsledcích mezi úrovněmi ploch nebyly hodně výrazné, ve snímcích ale bylo většinou více průkazných vlastností týkajících se perzistence druhů, zřejmě díky větší homogenitě snímků oproti lokalitám.

6 Citovaná literatura

- AUSTRHEIM, G., OLSSON, E., G., GRÖNTVEDT, E. (1999): Land-use impact on plant communities in semi-natural grasslands of Budalen, central Norway. *Biol. Conserv.* 87: 369 - 379.
- BARKMAN, J. J. (1989): A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegetatio* 85: 89 – 104.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. et FRIEDMAN, J. (1990): Does ingestion by birds affect seed germination? *Func. Ecol.* 5: 394 – 402.
- BEGON, M., HARPER J., L. A TOWNSEND, C., R. (1990): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- BELLEMARE, J., MOTZKIN, G., FOSTER, D., R. (2002): Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of the historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography* 29: 1401 – 1420.
- BLAŽKOVÁ-TREMLOVÁ, K. (2005): Vliv vlastností druhů a prostorové struktury krajiny na současné rozšíření druhů suchých trávníků. Diplomová práce. Ms. Depon. in Knih. Kat. Bot. PřF UK. Praha.
- BOBBINK, R., BIK, L. et WILLEMS, J., H. (1988): Effects of nitrogen fertilization on vegetation structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland. *Acta Botanica Neerlandica*, 37: 231 – 242.
- BONN, S. et POSCHLOD, P. (1998): *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- BRUUN, H., H., FRITZBÖGER, B., RINDEL, P., O. et HANSEN, U., L. (2001): Plant species richness in grasslands: the relative importance of contemporary environment and land-use history since the Iron Age. *Ecography* 24: 569 - 578.
- BUTAYE J., ADRIAENS, D. et HONNAY, O. (2005): Conservation and restoration of calcareous grassland: a consise review of the effects of fragmentation and management on plant species. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ* 9: 111 - 118.
- COUSINS, S., A., O. et ERIKSSON, O. (2001): Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remount habitats, site history, topography and soil. *Ecography* 24: 461 - 469.
- COUSINS, S., A., O. et ERIKSSON, O. (2002): The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecol.* 17: 517 – 529.

- ČEŘOVSKÝ, J., PODHAJSKÁ, Z., TUROŇOVÁ, D. [ed.] (2007): Botanicky významná území České republiky, str. 38 – 41. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- DUPRÉ C. et DIEKMANN M. (1998): Prediction of occurrence of vascular plants in deciduous forests of South Sweden by means of Ellenberg indicator values. *Applied Vegetation Science* 1: 139-150.
- DUPRÉ, C. et EHRLÉN, J. (2002): Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90: 796 – 805.
- DUTOIT, T., et ALARD, D., (1996): The use of functional groups to predict the impact of different management regimes on the vegetation of chalk grasslands. In: Dutoit, T. (Ed.), *Dynamique et gestion des pelouses calcaires de Haute-Normandie*. Université de Rouen, Rouen, pp. 111 – 137.
- EHRLÉN, J. et ERIKSSON, O. (2000): Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667 – 1674.
- EHRLÉN, J. et ERIKSSON, O. (2001): Landscape fragmentation and the viability of plant populations. In: Silvertown, J. et Antonovics, J. (eds.) *Integrating ecology and evolution in a spatial context*, pp. 157 - 175. Blackwell, Oxford, UK.
- EHRLÉN, J. et VAN GROENENDAEL, J. M. (1998): The trade-off between dispersability and longevity – an important aspect of plant species diversity. *Applied Vegetation Science* 1: 29 – 36.
- ERIKSSON, O. (1996): Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258.
- ERIKSSON, O., COUSINS, S., A., O. et BRUUN, H., H. (2002): Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *J. Veg. Sci.*, 13: 743 – 748.
- ERIKSSON, O., et JAKOBSSON, A. (1998): Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86: 922 – 933.
- FISCHER, S. F., POSCHLOD, P. et BEINLICH, B. (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33: 1206 – 1222.
- FOSTER, S., A. et JANSON, C., H. (1985): The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66: 773 – 780.
- FRANZÉN, D. (2002): The role of species richness for recruitment in a semi-natural grassland. *Oikos* 95: 409 – 415.
- GEERTSEMA, W., OPDAM, P. et KROPFF, M., J. (2002): Plant strategies and

agricultural landscapes: survival in spatially and temporally fragmented habitat. *Landscape Ecology* 17: 263 – 279.

GERHARDT, F. et FOSTER, D., R. (2002): Physiographical and historical effects on forest vegetation in central New England, USA. *J. Biogeogr.* 29: 1421 – 1437.

GOUGH, M., W., MARRS, R., H., (1990): A comparison of soil fertility between semi-natural and agricultural plant communities: implications for the creation of species-rich grassland on abandoned agricultural land. *Biological Conservation* 51: 83 – 96.

GRAAE, B., J. et SUNDE, P., B., (2000): The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23: 720 – 731.

GREENE, D., F. ET JOHNSON, E., A. (1996): Wind dispersal of seeds from forests into a clearing. *Ecology* 77: 595 – 609.

GRIME, J., P. (2001): *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley et Sons, Chichester.

GRIME, J.P., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.

HANSKI, I. et SIMBERLOFF, D. (1997): Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - In: Hanski, I. and Gilpin. M. E. (eds), *Metapopulation dynamics: ecology. genetics and evolution*. Academic Press, pp. 5 - 26.

HARRISON, S. et BRUNA, E. (1999): Habitat fragmentation and largescale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225 - 232.

HERBEN, T. (2005): Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects. *Ecology Letters* 8: 909 - 917.

HURST, A., et JOHN, E. (1999): The biotic and abiotic changes associated with *Brachypodium pinnatum* dominance in chalk grassland in south-east England. *Biological Conservation* 88: 75 – 84.

CHÝLOVÁ, T. (2005): Vliv způsobu obhospodařování půdy v minulosti na současné rozšíření druhů bílých stráňí. Diplomová práce. Ms. Depon. in Knih. Kat. Bot. PřF UK. Praha.

CHÝLOVÁ, T. et MÜBZBERGOVÁ, Z. (2008): Past land use co-determines the present distribution of dry grassland plant species. *Preslia* 80: 183 – 198.

CHYTRÝ, M. [ed.] (2007): *Vegetace České republiky 1. Travinná a keříčková vegetace (Vegetation of the Czech Republic 1. Grassland and heathland vegetation)*. Academia, Praha, 525 pp.

CHYTRÝ, M., KUČERA, T., KOČÍ, N. [ed.] (2001): *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

- JACKEL, A., K. et POSCHLOD, P. (2000): Persistence or dispersal: Which factors determine the distribution of plant species? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 9: 99 – 107.
- JACQUEMYN, H., VAN ROSSUM, F., BRYN, R., ENDELS, P., HERMY, M., TRIEST, L. et DE BLUST, G. (2003) Genetic, demographic and ecological effects on population persistence of *Primula vulgaris* and implications for conservation. *Belgian Journal of Botany*, 136: 5 – 22.
- JOENJE, W. et KLEIJN, D. (1994): Plant distribution across arable field ecotones in the Netherlands. *Field margins: integrating agriculture and conservation* (ed. N. D. Boatman), BCPC Monograph 58: 323 -328. The British Crop Protection Council, Farnham, Surrey.
- JOHANSSON, P., et EHRLÉN, J. (2003): Influence of habitat quantity, quality and isolation on the distribution and abundance of two epiphytic lichens. *Journal of Ecology* 91: 213 – 221.
- KAHMEN, S., POSCHLOD, P., et SCHREIBER, K., F. (2002): Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation* 104, 319-328.
- KIVINIEMI, K. et ERIKSSON, O. (2002): Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. *Divers. Distrib.* 8: 21 - 29.
- KLEYER, M., BEKKER, R.M., KNEVEL, I.C., BAKKER, J.P, THOMPSON, K., SONNENSCHIN, M., POSCHLOD, P., VAN GROENENDAEL, J.M., KLIMES, L., KLIMESOVÁ, J., KLOTZ, S., RUSCH, G.M., HERMY, M., ADRIAENS, D., BOEDELTEJE, G., BOSSUYT, B., DANNEMANN, A., ENDELS, P., GÖTZENBERGER, L., HODGSON, J.G., JACKEL, A-K., KÜHN, I., KUNZMANN, D., OZINGA, W.A., RÖMERMANN, C., STADLER, M., SCHLEGELMILCH, J., STEENDAM, H.J., TACKENBERG, O., WILMANN, B., CORNELISSEN, J.H.C., ERIKSSON, O., GARNIER, E., PECO, B. (2008): The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266-1274.
- KOLB, A., et DIEKMANN, M. (2005): Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19: 929 – 938.
- KRAUSS, J., KLEIN, A., STEFFAN-DEWENTER, I. et TSCHARNTKE, T. (2004): Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation* 13: 1427 – 1439.
- KUBÁT, K. [ed.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.

- LEISHMAN, M., R., WESTOBY, M. et LORD, J. (1996): Comparative ecology of seed size and dispersal, *Phil. Trans. K. Soc. Lond. B* 351: 1309 - 1318.
- LEISHMAN, M., R., WESTOBY, M., JURADO, E. (1995): Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *J. Ecol.* 83: 517–29.
- LEISHMAN, M., R., WRIGHT, I. J., MOLES, A., T. et WESTOBY, M. (2000): The evolutionary ecology of seed size. CAB international, Wallingford, UK pp. 96 - 127.
- LINDBORG, R., COUSINS, S., A., O. et ERIKSSON, O. (2005): Plant species response to land-use change: *Campanula rotundifolia*, *Primula veris* and *Rhinanthus minor*. *Ecography* 28: 29 – 36.
- LYONS, K., G. et SCHWARTZ, M., W. (2001): Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. *Ecol. Lett.* 4: 358 - 365.
- MAURER, K. (2003): Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics, *Basic Applied Ecology* 4: 307 – 316.
- METCALFE, D., J. et GRUBB, P., J. (1995): Seedmass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Can. J. Bot.* 73: 817 - 826.
- MOTZKIN, G., FOSTER, D., R., ALLEN, A., HARROD, J. et BOONE, R. (1996): Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. *Ecological Monographs* 66: 345 – 365.
- MOTZKIN, G., WILSON, P., FOSTER, D. et ALLEN, A. (1999): Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: the importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science*, 10: 903 – 920.
- MOUISSIE, M., A. (2004): Seed dispersal, large herbivores and ecological restoration: a synthesis. *Am. Nat.* 113: 725–739.
- MÜNZBERGOVÁ, Z. (2004): Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854 - 867.
- NATHAN, R., KATUL, G., G., HORN, H., S., THOMAS, S., M., OREN, R., AVISSAR, R., PACALA, S., W., et LEVIN, S., A. (2002): Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418: 409 - 413.
- NĚMEČEK, J. et al. (1967): Průzkum zemědělských půd ČSSR. 1. díl. MZVŽ, Praha.
- NEUHÄUSLOVÁ, Z. et al. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Academia, Praha.

- OZINGA, W., A., BEKKER, R., M., SCHAMINÉE, J., H., J. et VAN GROENENDAEL, J., M. (2004): Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology* 92: 767 – 777.
- PÄRTEL M. et ZOBEL M. (1999): Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography* 22: 153 – 159.
- POSCHLOD P. et WALLIS DE VRIES, M., F. (2002): The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands: lessons from the distant and recent past. *Biol. Conserv.* 104: 361 – 376.
- POSCHLOD, P. et JACKEL, A-K (1993): Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen: I Jahreszeitliche Dynamik des Diasporengregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. *Flora* 188: 49 – 71.
- POSCHLOD, P., KIEFER, S., TRANKE, U., FISCHER, S., BONN, S. (1998): Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Appl. Veg. Sci.* 1: 75 – 90.
- POSCHLOD, P., RÖMERMANN, C. et TACKENBERG, O. (2005): How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits. *Oikos*, 110: 219 - 230.
- RÖMERMANN, C., DUTOIT, T., POSCHLOD, P., BUISSON, E., (2005): Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biol. Conserv.* 121, 21 – 33.
- SAMMUL, M., KULL, K., TAMM, A. (2003): Clonal growth in species-rich grassland: the results of a 20-year fertilization experiment. *Folia Geobotanica* 38: 1 - 20.
- SLAVÍKOVÁ, J. et LEPŠ, J. (1986): *Ekologie rostlin*. Státní pedagogické nakladatelství, Praha, 367 p.
- SOONS, M., B. et HEIL G., W. (2002): Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs. *Journal of Ecology* 90: 1033 – 1043.
- SORENSEN, A., E. (1986): Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 443-463.
- STUDNIČKA, M. (1980): Vegetace bílých strání Českého středohoří a dolního Poohří. *Preslia* 52: 155 – 176.
- TACKENBERG, O., POSCHLOD, P. et BONN, S. (2003): Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs*, 73: 191 – 205

- THOMPSON, K., ASKEW A., P., GRIME, J., P., DUNNETT, N., P. et WILLIS, A., J. (2005): Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology* 19: 355 - 358.
- TICHÝ L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.
- TREMLOVÁ, K. et MŮNZBERGOVÁ, Z. (2007): Importance of species traits for species distribution in fragmented landscape. *Ecology* 88: 965 – 977.
- VERHEYEN, K., HONNAY, O., MOTZKIN, G., HERMY, M. et FOSTER, D., R. (2003): Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *J. Ecol.* 91: 563 - 577.
- VERKAAR H., J., SCHNEKEVELD, A., J., VAN DER KLARSHORST, M., P., (1983): The ecology of short lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. *New. Phytol.* 95: 335 – 344.
- WELLS, T.C.E., SHEAIL, J., BALL, D.F., WARD, L.K., 1976. Ecological studies on the Porton Ranges: relationships between vegetation, soils and land-use history. *Journal of Ecology* 64: 589 – 626.
- WESTOBY, M., LEISHMAN, M., LORD, J. (1996): Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 351: 1309 – 1318.
- WILLSON, M. F. (1983): Natural history of *Actaea rubra*: fruit dimorphism and fruit/seed predation. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 298 – 303.