

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní Obor: Ekologická a evoluční biologie



**Petra Sejrková**

Populační dynamika kriticky ohroženého druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*

Population dynamics of critically endangered species *Dianthus arenarius* subsp.  
*bohemicus*

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Tomáš Dostálek, Ph.D.

Praha, 2014

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 22. 8. 2014

Podpis

## **Poděkování**

V první řadě děkuji svému školiteli RNDr. Tomáši Dostálkovi, Ph.D. za jeho odborné vedení, trpělivý přístup a cenné rady. Dále děkuji doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. zejména za pomoc s výběrem tématu práce. Děkuji také své rodině za psychickou i finanční podporu při studiu.

## Abstrakt

Cílem této práce je především vytvořit obecný přehled poznatků o studiu populační dynamiky vzácných druhů rostlin s ohledem na jednotlivé regulační faktory, které populační dynamiku ovlivňují. Tyto poznatky zahrnují také použití maticových modelů jako nástroj demografické analýzy. Zjištěné informace umožní identifikovat nejen trendy ve vývoji populací, ale rovněž nám pomohou určit faktory zodpovědné za tyto změny. Zjistíme také, která část životního cyklu druhu si zaslouží zvýšenou pozornost při další snaze o jeho ochranu. Dále je cílem shromáždit dosavadní poznatky o kriticky ohroženém druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, o lokalitách jeho výskytu a managementu prováděném na těchto lokalitách.

**Klíčová slova:** populační dynamika, *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, životní cyklus

## Abstract

The aim of this thesis is review studies on population dynamics of rare plant species considering regulation factors responsible for changes in population dynamics. It also includes usage of matrix models as a tool of demographic analysis. This information allows us to identify not only trends in population development, but it can help us to understand factors responsible for these changes as well. We also find out the part of the life cycle which should be the target of conservation action. Further the thesis should gather information about critically endangered species *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, its habitat and management.

**Key words:** population dynamics, *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, life cycle

## Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>6</b>
<b>2. Populační dynamika rostlin.....</b>	<b>7</b>
2.1. Studium populační dynamiky .....	7
2.2. Kritické fáze životního cyklu.....	10
2.3. Faktory ovlivňující početnost populace .....	11
2.3.1. Herbivorie.....	11
2.3.2. Náhodné disturbance .....	12
2.3.3. Klima .....	13
2.3.4. Kompetice.....	13
2.3.5. Management .....	14
2.4. Problémy malých populací .....	15
2.5. Reintrodukce druhů.....	17
<b>3. <i>Dianthus arenarius</i> L. subsp. <i>bohemicus</i> (Novák) O.Schwarz.....</b>	<b>19</b>
3.1. Taxonomické zařazení a odlišení v rámci druhu .....	19
3.2. Popis.....	19
3.3. Původ a šíření.....	20
3.3.1. Výskyt v České republice. ....	20
3.4. Životní cyklus a rozmnožování.....	21
3.4.1. Vegetativní rozmnožování.....	22
3.4.2. Generativní rozmnožování .....	22
3.5. Statut ochrany .....	23
3.6. Managementová opatření.....	23
<b>4. Závěr.....</b>	<b>25</b>
<b>Seznam použité literatury .....</b>	<b>26</b>

## 1. Úvod

Negativní vlivy lidské činnosti na životní prostředí způsobují nevratné změny v druhové diverzitě (Loreau et al., 2001). Biodiverzita se proto mění závratnou rychlostí a je velmi citlivá na globální změny prostředí (Sala et al., 2000). Má také velký vliv na správné fungování ekosystémů a ekosystémové procesy značně ovlivňují biochemické procesy Země. Potenciální ekologické důsledky způsobené ztrátou biodiverzity vzbuzují značný zájem a proto je v dnešní době zachování biologické rozmanitosti cílem jak vládních orgánů tak i neziskových a vědeckých organizací (Redford & Richter, 1999; Loreau et al., 2001). Zejména lidé zabývající se ochranou přírody vyvíjejí intenzivní snahu o zachování druhového bohatství a vymýšlejí proto různé strategie (Gering et al., 2003). Nové poznatky potom aplikují v ochraně přírodního bohatství. Některé složky biodiverzity jsou náchylnější ke změnám, jiné více přispívají ke správnému fungování a stabilitě ekosystémů. Proto je komplikované stanovit nějaká obecná pravidla ochrany biodiverzity (Redford & Richter, 1999).

Také je poměrně časté, že nám u vzácných druhů chybí potřebné informace a nevíme proto, jak je efektivně chránit. Vzhledem k tomu je důležité studovat chování jednotlivých druhů a jejich populací, protože podrobná znalost populační dynamiky nám pomůže při stanovení nejvhodnějšího způsobu ochrany daného druhu a následně celých společenstev (Sharitz and McCormick, 1973; Crone et al., 2013). Proto se tato práce zaměřuje především na studium populační dynamiky vzácných druhů s ohledem na různé biotické a abiotické faktory, které jí ovlivňují. Zabývá se také problémy malých populací, které jsou typické u vzácných druhů.

Práce se zaměřuje i na konkrétní příklad, a to u druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*. Je to česká endemitická rostlina, která patří do kategorie kriticky ohrožených druhů rostlin. V dnešní době se přirozeně vyskytuje už jen na jedné lokalitě, kterou je NPP Kleneč u Roudnice nad Labem (Bělohoubek, 2008). Jedním z cílů práce je tedy shromáždit dosavadní poznatky o populační dynamice tohoto druhu, což zahrnuje nejen životní cyklus druhu a jeho výskyt, ale také informace o managementu prováděném na jeho lokalitách, který značně podporuje snahy o ochranu tohoto ohroženého druhu.

## 2. Populační dynamika rostlin

### 2.1. Studium populační dynamiky

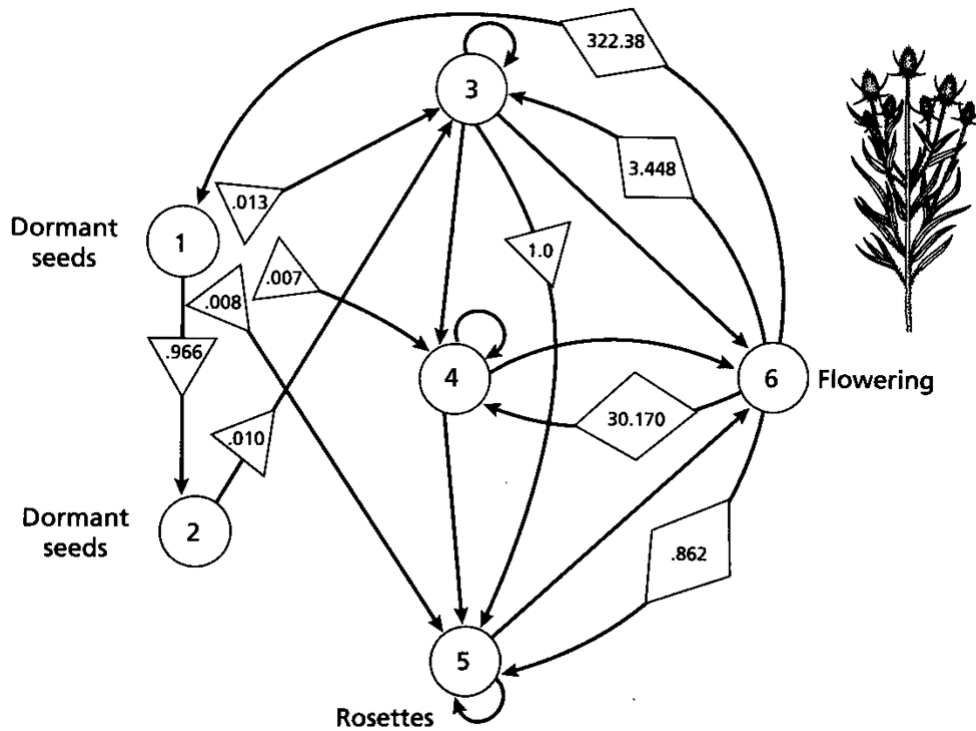
Populační dynamika se zabývá vymezením změn populační hustoty v čase a prostoru, tedy především velikostí a strukturou populace. Klíčové je studium populační dynamiky druhů s ohledem na biologické procesy, jako jsou interakce s jinými organismy nebo intenzita abiotických a biotických faktorů, které mohou populaci značně ovlivnit (Sharitz & McCormick, 1973). To vyžaduje demografickou analýzu, která poukáže na vlastnosti dané populace jako je její velikost, hustota, rozmístění, biomasa, schopnost přežití, produkce semen a reprodukční potenciál (Schemske et al., 1994). Při studiu populační dynamiky druhů, je potřeba klást důraz na studium celého životního cyklu. Jedině to nám umožňuje identifikovat, které fáze životního cyklu jsou důležité, na jakých ekologických faktorech závisí a také, jak je možné je ovlivnit. Tyto informace je pak možné uplatnit při studiu druhů, které si zaslouží zvýšenou pozornost (Sharitz & McCormick, 1973). Zejména jsou to druhy vzácné a ohrožené, u kterých nás především zajímá, zda se za současných podmínek jejich populace zvětšuje, vymírá nebo je stabilní (Schemske et al., 1994). Znalosti populační dynamiky můžeme také využít k cílenému posílení jejich populace (Colas et al., 2008).

Nejjednodušší způsob demografické analýzy je sčítání jedinců dané populace v průběhu času. I když může být tento způsob v mnoha případech dostačující, neposkytuje přesnou předpověď dlouhodobých populačních trendů. Nezohledňuje totiž některé další faktory jako je například dormantní semenná banka, která může časem přispět k rychlosti růstu populace. Dalším způsobem může být demografický přístup, který je založený na průměru nových a uhynulých jedinců v populaci. Tento přístup sice může naznačit další směřování populace, ale stejně jako jednoduché sčítání populace, nedokáže identifikovat příčiny jejího zmenšování. Pouze určením životní fáze, která nejvíce ovlivňuje růst populace, mohou být navržena efektivní ochranná opatření (Schemske et al., 1994). Důležitým nástrojem v demografické analýze jsou konstrukce maticových projekčních modelů zakládající se na věku a fázi v životním cyklu (Caswell, 1989; Oostermeijer et al., 1996). Používají se často především kvůli své transparentnosti a snadnému použití (Crone et al., 2013). Populační maticové modely poskytují komplexní shrnutí a mohou predikovat růst či pokles početnosti populace (Jäkäläniemi et al., 2013; Crone et al., 2013). To se určí

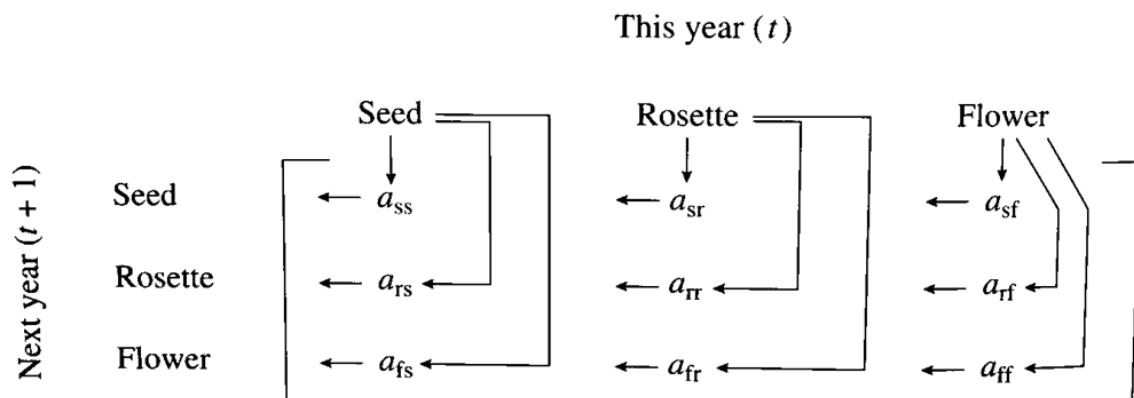
pomocí specifické rychlosti růstu, označované řeckým symbolem  $\lambda$  (lambda), kterou můžeme vyjádřit podílem  $N_{t+1}/N_t$ , kde  $N_t$  je počet organismů na plochu v čase  $t$  a  $N_{t+1}$  je počet organismů o jednotku času později. Počty organismů jsou závislé na vztahu demografických parametrů, které jsou příčinou růstu či poklesu populace, tedy natalita, mortalita, imigrace a emigrace. Ty určí, zda se počet jedinců v populaci snižuje ( $\lambda < 1$ ), roste ( $\lambda > 1$ ) nebo jestli je stav populace stabilní ( $\lambda = 1$ ) (Silvertown & Charlesworth, 2001). Díky tomu se populační maticové modely dají dobře uplatnit při ochraně a sledování vzácných rostlin (Jäkäläniemi et al., 2013) a proto se typicky používají ke studiu populační dynamiky (Sharitz & McCormick, 1973; Crone et al., 2011). Nejčastěji se maticové modely používají právě k identifikaci nejdůležitější fáze v životním cyklu pro cílený management nebo k experimentálnímu zjišťování možných důsledků změn životního prostředí či druhových interakcí (Crone et al., 2011).

Konstrukce modelu, začíná rozčleněním jedinců dané populace do kategorií, které zastupují jednotlivé životní fáze. Každý jedinec je trvale označen a vždy po určité době změřen a zařazen do některé z kategorií. Sleduje se také schopnost jejich reprodukce (Caswell, 1989). Pro každý přechodový interval mezi dvěma odečítacími časy tak vznikne maticový prvek, který se shoduje s přežitím jedince, s přechodem do další fáze, či s plodností (Tienderen, 1995). Vznikne tak představa o životním cyklu, která shrnuje možné přechody mezi jednotlivými fázemi (Caswell, 1989). To ilustruje obrázek 1. Numerické hodnoty pro všechny možné přechody se mohou sestavit v projekční matici, obecné znázornění matice ilustruje obrázek 2. Maticové populační modely poskytují kvantitativní hodnocení biologického stavu, pokud jde o míru a směr růstu populace (Schemske et al., 1994).





**Obrázek 1:** Graf životního cyklu rostlinné populace *Dipsacus sylvestris* s šesti životními stádii: 1- jednoletá dormantní semena, 2- dvouletá dormantní semena, 3- malé rostliny, 4- střední rostliny, 5- velké rostliny, 6- kvetoucí rostliny. Přechody mezi stádii jsou znázorněny šipkami a míru mezi jednotlivými přechody znázorňují trojúhelníky. Kosočtverce představují počty semen, která přechází do jiného stádia. Převzato z Silvertown & Charlesworth, 2001.



**Obrázek 2:** Obecné znázornění přechodové matice. Převzato z Silvertown & Charlesworth, 2001.

Ochranářské přístupy se skládají z různých analýz životaschopnosti populace, které se používají k projekci budoucího trendu velikosti populace a k určení nejcitlivější fáze životního cyklu organismu. I když jsou maticové modely používány jako základ pro různá ochranářská opatření, predikce projekcí životaschopnosti populace nemusí být spolehlivá, pokud vycházíme pouze z krátkodobých demografických dat (Jäkäläniemi et al., 2013) nebo pokud použijeme příliš jednoduchý model. Jednoduché modely sice dobře fungují pro běžné použití jako je projekce populačního růstu podle aktuálních podmínek nebo při posuzování důsledků managementu, ale nedokážou realisticky předpovědět budoucnost populace. Pokud je ale model připraven podrobněji z dlouhodobých dat a zároveň jsou do něj zahrnuty pravděpodobné změny prostředí, jeho reálná prediktivní síla se výrazně zvýší. Pokud tedy nemůžeme použít specifické a rozsáhlé modely, například protože si nejsme jisti biologii studovaného druhu nebo budoucími podmínkami v oblasti životního prostředí, nemůžeme očekávat přesné modelové predikce (Crone et al., 2013). Dobře připravené podrobné modely se potom dají dobře použít i pro kvantitativní odhady budoucího počtu populace ohrožených a ekonomicky významných druhů v měnícím se prostředí, což umožňuje navržení optimálních ochranářských opatření (Dahlgren & Ehrlén, 2011).

## **2.2. Kritické fáze životního cyklu**

Potom, co je určen současný stav populace ohroženého druhu, je nezbytné, aby byly určeny kritické fáze v životním cyklu, tedy nejdůležitější fáze v životním cyklu, které nejvíce ovlivňují populační dynamiku tohoto druhu (Schemske et al., 1994). Dalším krokem je potom určit biologické mechanismy, které tyto fáze ovlivňují, což je z pohledu ochrany přírody nezbytné pro určení optimálních ochranných opatření (Dahlgren & Ehrlén, 2011). Projekční matice umožňující identifikaci všech fází v životním cyklu druhu i jejich potenciální vliv na tempo růstu populace. Tento vliv je hodnocen sensitivitou nebo elasticitou maticových prvků, což jsou nástroje pro určení významu jednotlivých částí životního cyklu pro celkovou růstovou rychlost populace (Tienderen, 1995). Analýza sensibility a elasticity umožňuje zjistit, jak změna každého z demografických faktorů ovlivňuje přímo nebo nepřímo rychlost růstu populace. Tak se dají oddělit přímé a nepřímé vlivy prvků matice a tím testovat hypotézy o vyvážení trade-off mezi fázemi v životním cyklu (Tienderen, 1995). Sensitivita přechodů mezi jednotlivými fázemi životního cyklu určuje, jaký vliv mají změny tohoto přechodu na růst dané populace (Schemske et al.,

1994) a analýza elasticity určuje relativní vliv změn přechodů mezi jednotlivými fázemi životního cyklu na růstovou rychlost dané populace (Silvertown et al., 1996).

Je třeba upřesnit, že analýzy sensitivity a elasticity ukazují změny v populačním růstu při změně daného prvku matice, které vyplývají ze změn v přechodech mezi jednotlivými životními stádii. Nicméně v přirozených podmínkách se bude pravděpodobnost těchto přechodů zřejmě lišit a velikost odchylky se bude lišit mezi jednotlivými životními fázemi. To znamená, že nejkritičtější fáze životního cyklu, která nejvíce omezuje populační růst, bude zřejmě vykazovat největší variabilitu v přirozených podmínkách, ale nemusí nutně dosahovat nejvyšší elasticity. Tento protiklad pouze zdůrazňuje, že je třeba používat realistické demografické modely k posouzení stavu ohrožených a vzácných druhů (Schemske et al., 1994).

Maticové prvky mají často různé jednotky měření, a proto nelze sensitivitu použít k porovnání účinků různých prvků. Nemá tedy smysl porovnávat sensitivitu pro produkci semen a třeba pro schopnost přežití. Naproti tomu je elasticita bezrozměrná, pouze úměrně zvyšuje tempo růstu populace podle proporcionálního zvýšení v prvku matice. To usnadňuje srovnání účinků různých maticových prvků (Tienderen, 1995).

### **2.3. Faktory ovlivňující početnost populace**

Existuje mnoho regulačních faktorů, které mohou ovlivňovat populační dynamiku druhů a jejich početnost. Vliv mají především na rychlost růstu, rozmnožování, produkci semen nebo na schopnost přežití (Hoffmann, 1999; McLaughlin et al., 2002; Kolb, 2012; Hodge & Fitter, 2013).

#### **2.3.1. Herbivorie**

Jedním z faktorů významně omezujících rostlinné populace je herbivorie. Obecně platí, že vliv herbivorů na dynamiku rostlinné populace se liší v závislosti na druhu rostliny a na druhu herbivora (Jacquemyn et al., 2012). Herbivoři způsobují škody, jednak odstraněním určité části rostliny, nebo selektivní predací reprodukčních tkání či semen. Obvykle jsou negativní dopady na jednotlivé rostliny zřejmé a projevují se sníženou

schopností reprodukce, růstu nebo přežití. Ale už není tak zřejmé, které vlivy se promítnou do růstu populace a budoucí populační velikosti (Kolb, 2012). Chceme-li kvantitativně posoudit, jaký mají herbivoři vliv na populační dynamiku rostlin, je dobré shromáždit demografická data a vzít v úvahu celý životní cyklus studovaného druhu (Farrington et al., 2009). Z těchto dat se sestaví populační přechodové matice, které jsou užitečné při výzkumu dopadů populace herbivora na rostliny. Přechodové matice ale na rozdíl od skutečných pokusů simulují pouze přímé účinky a nezabývají se nepřímými vlivy jako je například modifikace přírodního stanoviště nebo současné působení na jiné druhy, což může ovlivnit konkurenční vztahy. Nebo vliv patogenů, který může být přisuzován herbivorovi (Kolb, 2012). Ovšem i v praxi v přirozených populacích je obtížné rozlišit přímé a nepřímé vlivy, protože jsou často propojené (Jacquemyn et al., 2012). Jak ukázala Kolb (2012) ve svém experimentu, který se zabýval vlivem pastvy jelenů na populační dynamiku rostlin s využitím modelového organismu, ohroženého druhu *Phyteuma spicatum*. Rychlost růstu populace byla nižší spíše v oplocených plochách, tedy na plochách bez herbivora, na rozdíl od jejího očekávání. Pravděpodobně to bylo způsobeno vysokým napadením rostlin patogenem, který negativně ovlivnil pravděpodobnost přežití a růstu dospělých rostlin (Kolb, 2012).

### 2.3.2. Náhodné disturbance

Dalším faktorem ovlivňujícím početnost populace jsou náhodné disturbance. Každý druh je k těmto náhodným procesům jinak citlivý (Hoffmann, 1999).

V některých prostředích jsou častější a tak se tady některé rostlinné druhy dokázaly přizpůsobit modifikací životního cyklu tak, aby ho sjednotily s biologickými procesy, které pak odráží statistické vlastnosti těchto disturbancí (např.: četnost požárů, záplav nebo třeba pravděpodobnou sílu hurikánu). Proto mohou mít změny těchto statistik dramatický dopad na početnost populace. Jak uvedl Smith (2005) ve své studii, endemické druhy rostlin v Illinois se dokázaly přizpůsobit přírodnímu cyklu záplav. V takovém případě se dají použít stochastické populační modely k prozkoumání důsledků změn těchto cyklů na populační dynamiku rostlin (Smith et al., 2005). Jiné druhy se přizpůsobily pravidelným požárům a jejich epizodická reprodukce je na nich dokonce závislá (Lawson et al., 2010). Ovšem účinky náhodných požárů na populační dynamiku je těžké předpovídat zejména kvůli

tomu, že požár může ovlivnit vegetativní i generativní rozmnožování, individuální velikost, růst, produkci semen a také úmrtnost (Hoffmann, 1999). Pravidelné požáry bývají důležitou složkou ekosystémových procesů, ale lidskou činností se pravidelnost požárů mění. I změna klimatu přispívá k těmto změnám a to jednak tím, že může ovlivnit načasování a intenzitu požárů, ale i rozdílným úhrnem srážek. Všechny tyto faktory společně mohou mít vliv na druhové složení, což vede ke ztrátě přirozeného prostředí a ohrožuje tak biologickou rozmanitost (Lawson et al., 2010).

### **2.3.3. Klima**

Dopady změn klimatu na životní prostředí a na dynamiku populací jsou aktuální otázkou. Knape a Valpine (2010) ukázali, že klima nesporně ovlivňuje rostlinné populace (Knape & Valpine, 2010). Některé druhy jsou citlivější na změny klimatu více než jiné, díky tomu mohou jejich populace početně kolísat (McLaughlin et al., 2002). Nejvýznamnější jsou z hlediska růstu a přežívání rostlin hlavně teplotní a srážkové extrémy (Boisvenue & Running, 2006). Pro populační dynamiku rostlin je proto podstatné zjistit, jak mohou měnit se podmínky klimatu, tedy především teplota a množství srážek, ovlivnit tempo růstu populace, její schopnost reprodukce a přežití. Reakce na tyto změny můžeme kvantifikovat pomocí elasticity dlouhodobého tempa růstu populace, predikované projekčními maticovými modely (Morris et al., 2008). Ovšem k těmto analýzám musí být k dispozici dostatek dlouhodobých demografických dat. Díky nedostatku těchto dat, například u populací pouštních rostlin, nelze s jistotou určit důsledky změn klimatu na jejich populace (Salguero-Gómez et al., 2012).

### **2.3.4. Kompetice**

Další z faktorů ovlivňující početnost populace je kompetice. Konkurenční schopnost rostliny zahrnuje podzemní i nadzemní část rostlin. Nad zemí se konkuruje především o světlo a prostor. Ale rostliny kompetují hlavně o širokou škálu půdních zdrojů, zejména o vodu a základní minerální živiny. Většina konkurenčních bojů rostlin tedy probíhá pod zemí, což významně ovlivňuje rostlinou produkci (Casper & Jackson,

1997). Ve snaze kvantifikovat rostlinou kompetici se běžně používá experimentů, kde se určí zdroje, o které rostliny konkurují a ty se sledují. Zahrnutím více faktorů, se dá lépe určit vliv kompetice. Výběr těchto zdrojů má vliv na to, jak je kompetice hodnocena, což může ovlivnit vyvozované závěry experimentů. Sleduje se zejména intenzita konkurence, která je definována jako míra vlivu konkurence na snižování optimálního stavu jedince a určuje se také, do jaké míry konkurence přispívá k celkovému poklesu fitness ve srovnání s jinými vlivy na organismus (Weiner, 1990). Vliv konkurence na úrovni populací se obecně odhaduje z množství rostlinné biomasy, protože interakce jedinců mezi sebou i vliv abiotických faktorů mají vliv na schopnost rozmnožování a absorpci živin, což ovlivňuje rychlost růstu a velikost jedince (Casper & Jackson, 1997; Hodge & Fitter, 2013). Nicméně pro určování kompetičních vztahů rostlin mohou být velmi důležité také interakce s půdními mikroorganismy. Některé z nich mohou ovlivnit, často rozhodujícím způsobem, konkurenční interakce rostlin, alespoň za určitých podmínek (Schnitzer et al., 2011; Hodge & Fitter, 2013). Ovšem jen vzácně se podaří izolovat a identifikovat konkrétní mikrobiální skupiny, takže se jejich role v kompetici spíše obecně odvozuje z nepřímých důkazů, zejména jde-li o půdní bakterie. Jasnější dopady na rostlinnou konkurenci se dají vyvodit spíše ze studií symbiotických bakterií nebo mykorhizních hub. Některé důsledky působí přímo, jako například snížený růst rostlin vlivem patogenů, a některé nepřímo, například vliv na distribuci zdrojů a tím způsobená omezení (Hodge & Fitter, 2013). Zvýšená mikrobiální aktivita může vést až k poruchám koloběhu živin, což má dopad právě na konkurenční interakce rostlin (DeAngelis et al., 2009)

### **2.3.5. Management**

Posledním faktorem ovlivňujícím početnost populace, o kterém se zmíním, je management. Ten se využívá například pro účely ochranné biologie nebo ve snaze o udržování biodiverzity, ale i pro zabránění šíření invazních druhů. Hlavním cílem ochrany přírody je zajištění stabilních populací vzácných a ohrožených druhů. A proto je nutné předvídat, jaký dopad bude mít management na životní podmínky a na změny v druhovém složení. Správně zvolený management může zajistit zlepšení životních podmínek rostlin a také jejich růst. Důležité je, aby byl pro každý konkrétní druh určený specifický způsob managementu podle funkčních vlastností daného druhu, tedy vlastností, které reagují na

dominantní procesy v ekosystému (Kahmen et al., 2002). Lidé zabývající se ochranou přírody často čelí dilematu při vypracování plánu řízené údržby a obnovy populací volně žijících rostlin. Nejvhodnější se totiž zdá přístup založený na podrobném demografickém výzkumu druhu, ale ten vyžaduje velké časové a finanční investice, které nejsou vždy dostupné. Proto by bylo dobré nějaké obecné pravidlo pro managementové zásahy. Ovšem úplné zobecnění je v ekologii velmi obtížné. Z tohoto důvodu se často aplikují jednoduché populační maticové modely. Jsou totiž vhodné i pro druhy se složitým životním cyklem a maticové analýzy přinášejí řadu statistických informací, které se dají využít při výběru vhodného managementu (Silvertown et al., 1996).

#### **2.4. Problémy malých populací**

Již dlouhou dobu se všeobecně ví, že malé populace jsou náchylnější k extinkci a to z různých důvodů. Některé druhy jsou náchylnější ke změnám podmínek než jiné a tak je vhodnější zaměřit se na jejich ochranu než na ochranu celého společenstva. Snažíme se je chránit před podmínkami, které vedou ke snížení populační hustoty. Pokud se daří jejich ochrana, chrání se tak zároveň i druhy z jejich společenstva, které nejsou tak náročné. Mnoho druhů ale nedokáže přežít na stanovištích ovládaných člověkem a tak je důležité zachovat přírodní nenarušené plochy (Shaffer, 1981). Tím se dostáváme k jednomu problému, jímž je fragmentace prostředí.

Tento problém se začal projevovat, když se změnilo využívání půdy (Vitousek, 1994). Díky velkoplošné destrukci prostředí, způsobené činností člověka, se z rozsáhlých ekosystémů postupně staly jen různě velké fragmenty nebo byly tyto ekosystémy dokonce zničeny (Widén, 1993). To mělo velký vliv na změnu biodiverzity (Vitousek, 1994), protože se z mnoha souvislých populací různých druhů staly populace malé, fragmentované a izolované (Widén, 1993). Ztráta habitatu, ale i ztráta genetické variability v důsledku zániku částí populací v měnícím se prostředí měla za následek zvýšení rizika vyhynutí některých druhů (Vitousek, 1994).

Jednotlivci z malých populací jsou náchylnější k vymření především z demografických důvodů. Vzhledem k sociální struktuře populace a ke změnám prostředí může být problém s nedostatkem opylovačů a s dalším šířením rostlin. Zejména tyto

faktory předurčují minimální velikost populace schopné přežít v přírodních podmínkách (Lande, 1988).

Dalším problémem malých populací je fakt, že velikost populace má silný vliv na reprodukci (Fischer & Matthies, 1998). Existuje mnoho druhů s nízkou produkcí semen (Byers, 1995) a malé populace mají průměrně celkovou produkci nižší než populace velké. To samozřejmě ovlivňuje také jejich růst (Fischer & Matthies, 1998). V malých populacích může být schopnost produkovat semena omezená z různých důvodů, a tato omezení přispívají k demografické nestabilitě a k vymírání populace. Tento jev je obzvláště znepokojující u vzácných rostlin kdy ztráta jedné populace může mít za následek velkou ztrátu genetické variability nebo dokonce vymření druhu. Stejně tak kvalita a kvantita pylu může u malých populací přispět ke snížení tvorby semen (Byers, 1995).

V malých populacích rostlin opylovaných hmyzem může mít na produkci semen vliv také míra jejich izolovanosti (Sih & Baltus, 1987). Vzhledem k tomu, že na fragmentovaných plochách způsobuje nižší návštěvnost opylovačů zřejmě menší produkci semen (Jennersten, 1988).

Návštěvnost opylovačů na rostlinách je hustotně závislá, záleží tedy na počtu květů na daném území (Sih & Baltus, 1987). Fragmentované plochy vykazují mnohem nižší diverzitu a menší výskyt kvetoucích rostlin nežli souvislé plochy (Jennersten, 1988). Pokud je krajina velmi fragmentovaná a populace malá, její pokryvnost daného prostředí je tedy nízká, klesá pro opylovače atraktivita dané populace. Tyto izolované populace potom opyluje jen velmi malé množství opylovačů (Sih & Baltus, 1987). Pouze výjimečně bohaté zdroje nektaru dokážou přilákat dostatek hmyzu i na tyto plochy (Jennersten, 1988).

Z toho vyplývá, že rostliny na souvislých plochách mají vysokou pravděpodobnost návštěvy opylovačem a následným opylením zajištěný potenciál k dalšímu křížení a reprodukci. Nízký reprodukční úspěch proto může být jedním z mechanismů, který způsobuje snížení druhové rozmanitosti na fragmentovaných a izolovaných stanovištích (Jennersten, 1988).

U malých populací nemůžeme vynechat ani genetické problémy, na fragmentovaných stanovištích může docházet ke změně genetické frekvence díky náhodným fixacím nebo inbreedingu (Shaffer, 1981). Inbreeding značně snižuje fitness jednotlivců vzhledem ke snížené plodnosti a životaschopnosti a ztráta genetické variability náhodným genetickým driftem může mít za následek horší schopnost se v budoucnu adaptovat na změny prostředí (Lande, 1988) nebo vyšší náchylnost ke stresu v podobě chorob či klimatických změn (Byers, 1995). Celkově se tím zvyšuje riziko vymření



populace. Demografické, environmentální a genetické faktory často působí společně a tím ještě zvyšují riziko vymření malé populace (Widén, 1993).

Hodnocení relativní důležitosti každého problému je těžké, ale je jasné, že každý z nich podporuje snižování velikosti populace a tak není lehké určit, která populace má šanci na přežití. Shaffer (1981) ve své studii uvedl, že pro daný druh v daném prostředí je minimální životaschopná populace v izolovaném prostředí ta, která má 99 procentní šanci na přežití po tisíc let navzdory předvídatelným účinkům demografických, genetických i environmentálních faktorů a také přírodních katastrof (Shaffer, 1981).

## **2.5. Reintrodukce druhů**

Pokud se zaměříme na vzácné a ohrožené druhy, jedním z důležitých nástrojů jejich ochrany může být snaha o jejich reintrodukcii. Úspěšná reintrodukce totiž může snížit riziko vyhynutí daného druhu. Je to obecný termín, který popisuje vysazení rostliny do přirozené nebo uměle řízené oblasti ve které se dříve vyskytovala, ale ve které již vyhynula nebo byla vyhubena. Je mnoho faktorů, které mohou být zodpovědné za případný úspěch či neúspěch reintrodukce. Negativní vliv na ni může mít herbivorie, časté disturbance, predace nebo malá klíčivost semen, naopak pozitivní vliv může mít ochrana stanoviště, protože opětovné zavedení druhu do chráněné oblasti výrazně zvyšuje míru přežití. Dalším pozitivním činitelem může být reintrodukce z více různých populací nebo odstraňování okolních rostlin. Mírný význam může mít také například oplocení cílové oblasti jako ochrana před býložravci. Všechny tyto faktory lze zahrnout do vícerozměrných analýz, protože případný úspěch reintrodukce je pravděpodobně způsoben více faktory najednou. Na druhou stranu analýzy zaměřené pouze na jeden faktor mohou lépe identifikovat konkrétní faktory potenciálně spojené s úspěšnou reintrodukcí. Před provedením analýzy je důležité znát počet zakládajících jedinců, počet introdukovaných jedinců a demografický stav zdrojové populace. To vše může hrát roli (Godefroid et al., 2011).

I když se v prvních letech po reintrodukcii dá poznat klesající či stoupající tendence znovu zavedeného druhu, pro přesné určení úspěšnosti jsou nutné dlouhodobé studie. Pokud má být reintrodukce dlouhodobě úspěšná, tak nejenže její populace musí přežít počáteční proces, ale také musí fungovat tak, aby umožnila zachování normálních demografických procesů, musí tedy být schopná reprodukce. Nejvyšší míra úspěchu jsou

noví jedinci. To dokazuje, že je populace životaschopná a soběstačná v produkci další generace (Morgan, 2000).

Každý projekt reintrodukce musí být jedinečný s ohledem na individuální potřeby daného druhu. V ochraně ohrožených druhů může napomáhat také posilování populace, tedy snaha o zvýšení její početnosti začleněním nových jedinců do již existující populace. Posilování populací spolu s reintrodukcí se staly nedílnou součástí ochrany biodiverzity (Godefroid et al., 2011).

### 3. *Dianthus arenarius* L. subsp. *bohemicus* (Novák) O.Schwarz

#### 3.1. Taxonomické zařazení a odlišení v rámci druhu

Druh *Dianthus arenarius* patří do čeledi Caryophyllaceae. Po důkladném zpracování evropských hvozdíků odlišil Novák (1927) ve své monografické studii čtyři variety druhu *Dianthus arenarius* (Novák, 1927). V roce 1949 byly tyto variety povýšeny na poddruhy a jejich počet se rozšířil na pět (Bělohoubek, 2008). V rámci druhu se tedy dnes rozlišuje pět poddruhů, a to poddruh *arenarius*, *pseudoserotinus*, *pseudosquarrosus*, *borussicus* a český poddruh *bohemicus* (Kovanda, 1986). Nominální poddruh *arenarius* pochází z jižního Švédska (Kovanda, 1990). Českému poddruhu *bohemicus* je geograficky nejbližší poddruh *borussicus* rostoucí převážně v Německu, ale i v jihozápadním Polsku, od kterého se dá poddruh *bohemicus* odlišit hlavně sivozeleným zbarvením prýtu a nižšími lodyhami (Kovanda, 1986). Od ostatních poddruhů se ten český liší zejména větším kalichem, o něco vyšším vzrůstem a většinou jednokvětými lodyhami (Novák, 1927).

#### 3.2. Popis

*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* je vytrvalá, hustě trsnatá bylina s vonnými květy. Má sivozelenou barvu, silný primární kořen a plazivý větvený oddenek. Jeho lodyha je přímá, dorůstající v průměru 5 - 15 centimetrů výšky, s 2 – 9 lodyžními články. Kalich je trubkovitý, někdy od báze k vrcholu mírně zúžený, zelený nebo fialově naběhlý. Čepel korunních lístků je do poloviny a hlouběji dřípená, bílá, při bázi často zelená a chlupatá. Tobolky jsou zhruba o čtvrtinu delší než kalich a semena jsou v průměru 2,5 milimetru dlouhá. Kvete od června do srpna. Je diploidní s počtem chromozomů 60 (Kovanda, 1990). Hvozdík písečný český se řadí mezi hemikryptofyty, což jsou vytrvalé až dvouleté byliny s obnovovacími pupeny na nadzemních stoncích těsně při povrchu půdy (Kubát et al., 2002).

### 3.3. Původ a šíření

*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* je neoendemit a stejně jako většina endemitických rostlin na území České republiky se vyvinul až během čtvrtohor. Podle dosavadních poznatků se v České republice kromě tohoto druhu vyskytuje jen několik desítek endemitických druhů cévnatých rostlin (Gerža, 2009). Stejně jako máme jen neúplnou představu o jeho postupném rozšiřování, tak ani původní představa o rychlosti a efektivnosti šíření jeho semen nebyla zcela jasná. Protože jsou jeho semena celkem těžká a velká a navíc nemají žádný létací mechanismus, uvolňují se jen při silnějším větru a jejich schopnost šíření je tedy poněkud omezená (Kovanda, 1986). Semena se šíří převážně pasivním autochorním způsobem a to rozpadem suché tobolky. Značná část semen se proto nedostane do větší vzdálenosti od matečné rostliny (Kuncová & Bělohoubek, 1996)

#### 3.3.1. Výskyt v České republice

*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* obývá pouze travinná společenstva na písčínách a to v nížinách do 200 metrů nadmořské výšky (Kubát et al., 2002). Jedna z adaptací na toto prostředí je silný dlouhý primární kořen, který mají všechny hvozdíky rostoucí na písčínách (Novák, 1927).

V České republice se v minulosti nacházel jen na dvou lokalitách, a to u obce Kleneč a u obce Vražkov, ale po roce 1945 již nebyl u Vražkova pozorován (Kovanda, 1986). V roce 1987, se vyskytoval pouze u obce Kleneč, kde byl pozorován jeho ústup a tak se začalo s výzkumem zejména ekobiologických vlastností druhu, aby se docílilo posílení populace a její stabilizace. Již v této době byl pěstován v umělých podmínkách (Klaudisová, 1987).

V současnosti se *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* přirozeně vyskytuje jen na jedné lokalitě u obce Kleneč u Roudnice nad Labem. Lokalita je chráněna jako Národní přírodní památka Kleneč. Jedná se o jihozápadně orientovanou písčitou stráň. Podloží je zde tvořeno druhohorními sedimenty, které jsou překryty čtvrtohorními štěrkopísky řeky Labe. *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* zde roste v rozvolněnějších trávnicích (Bělohoubek, 2008).

NPP Kleneč je jedním z nejstarších chráněných území v Čechách. Chráněná státem je již od roku 1933. Avšak údaje o této lokalitě je možné v odborné literatuře vysledovat zpětně až do roku 1852, je tedy známa mnohem déle (Kuncová & Bělohoubek, 1996).

Druhým místem kde se *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* v současnosti vyskytuje, avšak jako uměle vysazený, je náhradní lokalita VKP Stráň na Kamenici u obce Kyškovice (Bělohoubek, 2008). V roce 1987 sem bylo vysazeno několik pokusných rostlin členy 37/01 ZO ČSOP Roudnice nad Labem vypěstovaných ze semen z lokality NPP Kleneč (Bělohoubek, 2006a) VKP Stráň na Kamenici u obce Kyškovice také z velké části tvoří zbytek štěrkopískové lavice, která tu byla v minulosti vytvořena řekou Labe. V současnosti má charakter pozvolné stráně, která od sebe odděluje polní kultury. Vyskytuje se zde několik teplomilných druhů a kromě druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* tu roste populace ohroženého druhu *Verbascum Phoeniceum* L. (Bělohoubek, 2006b).

### 3.4. Životní cyklus a rozmnožování

*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* je vytrvalá bylina a jedná se o S-stratéga. Semena začnou klíčit zhruba tři až čtyři týdny po tom, co rostlina vysemení a to obvykle v období prvních větších dešťů. První lístky se objeví už zhruba po devíti dnech a v jejich paždí následuje vytvoření nové růžice. Díky rychlému počátečnímu vývoji má rostlina dostatek zásob před tím, než nastane vegetační klid. V následujícím roce již může rostlina vytvořit trs, který se dá považovat za dospělého jedince a každá kvetoucí lodyha nese obvykle jeden až dva květy. Již v první polovině června kvete většina rostlin populace. Pokud během jednoho vegetačního období dojde k opětovnému kvetení, stává se tak od druhé poloviny srpna někdy až do konce října, semeník nestihne dozrát a nedojde k vytvoření semen (Bělohoubek, 2008).

Tento druh se celkově na své lokalitě rozmnožuje poměrně obtížně. Množí se jak vegetativně tak generativně a každý z těchto dvou způsobů rozmnožování je na lokalitě jinak úspěšný (Kuncová & Bělohoubek, 1996).

### 3.4.1. Vegetativní rozmnožování

V rámci vegetativního typu rozmnožování rostlina již během několika týdnů vytváří v paždí listů nové růžice. Celý dospělý jedinec v podobě trsu pak představuje geneticky identický klon (Bělohoubek, 2006a). Ale ani tento, celkem úspěšný způsob množení silným větveným oddenkem, nestačí na velký konkurenční tlak ostatních bylin (Kuncová & Bělohoubek, 1996).

### 3.4.2. Generativní rozmnožování

*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* má květy oboupohlavné, alogamní. Nektarium na bázi korunní trubky vylučuje sladký nektar, na který láká opylovače, především blanokřídlý hmyz, brouky ale i motýly (Bělohoubek, 2008).

Všechny hvozdíky obývající písčiny mají podobný biologický rytmus. Kvetou tedy od června do srpna, některé až do září a květy vytvářejí postupně v průběhu celého tohoto období. To znamená, že jejich semena dozrávají a šíří se po dobu až několika měsíců (Kovanda, 1986).

Po opylení a oplození převážně entomogamních květů se semeník přemění v 2,5 až 3 cm dlouhou tobolku, která obsahuje 20 – 30 semen (Kuncová & Bělohoubek, 1996). Tobolka se na vrcholu otevírá čtyřmi chlopněmi a zaschlá koruna opadáva (Bělohoubek, 2008). Produkce semen se mění a je závislá na stupni napadení fytofágním hmyzem (Kuncová & Bělohoubek, 1996; Heřman, 2009). Z dosavadních pozorování vyplývá, že nejvýznamnější je motýlí fytofág *Cnephasia longana*. U tohoto druhu obaleče byla prokázána přímá potravní vazba na *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*. Housenky se vyskytují endofágně uvnitř květů nebo méně často exofágně na květech a listech, což má zřejmě vliv na to, zda housenka zkonsumuje celý obsah semeníku nebo ne. Je také pravděpodobné, že po zkonsumování vnitřních pletiv květů se housenka posune na další (Heřman, 2009). Z literatury není známý žádný jiný biotický faktor, jako například choroby či mykorrhiza, který by nějakým způsobem ovlivňoval jeho reprodukci (Bělohoubek, 2008).

Diplomová práce Kalůskové (2012) vzniklá na katedře botaniky PřF UK se z části zabývá mezidruhovou hybridizací druhů *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* a *Dianthus*

*carthusianorum*, protože na lokalitě byly pozorovány přechodné morfortypy. Zjistila, že se skutečně jedná o hybridy těchto dvou druhů, ale že jejich počet není tak vysoký jak se čekalo. Jsou relativně vzácné, z větší části sterilní a pravděpodobně se dále nekříží. Jako nejdůležitější diskriminační znak hybridů se ukázal tvar a barva korunních lístků. (Kalůsková, 2012).

### 3.5. Statut ochrany

V černém a červeném seznamu České republiky je *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* uveden jako kriticky ohrožený (C1).

Na červeném seznamu IUCN byl zařazen do kategorie zranitelný (vulnerable – VU).

Podle směrnice č. 92/43/EEC, O ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin byl zařazen mezi druhy živočichů a rostlin v zájmu společnosti, jejichž ochrana vyžaduje vyznačení zvláštních území ochrany.

A také podle zákona o ochraně přírody a krajiny č. 114/1992 Sb. Vyhlásilo ministerstvo životního prostředí vyhláškou č. 395/1992 Sb. *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* za zvláště chráněný druh rostliny a byl proto zařazen do kategorie kriticky ohrožený ([www.zachranneprogramy.cz](http://www.zachranneprogramy.cz)).

### 3.6. Managementová opatření

Nejvíce populaci druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* ohrožuje činnost herbivorů, změna pedologických poměrů a sukcesní změny stanoviště vlivem změny až absence managementu (Bělohoubek, 2008). Proto jsou v současné době na lokalitách NPP Kleneč a VKP Stráň na Kamenici prováděna managementová opatření v rámci péče o biotop. Nejvýznamnějším zásahem bylo stržení svrchního humusového horizontu v letech 1999, 2009 a 2010.

Mezi hlavní každoroční opatření na těchto lokalitách patří ruční seč prováděná v těsné blízkosti trsů hvozdíku, ošetření ploch se strženým humusovým horizontem zabraňující sukcesí kam patří mechanické narušování mechového patra a odstraňování opadu jehličí z borovic, dále se každoročně likvidují konkurenční rostliny a to ručním

vytrháváním invazních druhů rostlin nebo občasně použitím herbicidu. Mezi tato opatření patří také likvidace porostů náletových dřevin, zejména likvidace borovic, akátů a vytrhávání ostružiníků ([www.zachranneprogramy.cz](http://www.zachranneprogramy.cz)).

Součástí managementových opatření jsou také výroční zprávy o populační studii a vegetačním monitoringu druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* v rámci záchranného programu na objednávku AOPK ČR. V rámci těchto studií se každoročně sleduje klíčení a přežívání semenáčků a monitorují se vzrostlé trsy. Dále se sleduje sukcese vegetace a jsou prováděna mikroklimatická měření, a to jak na přirozené lokalitě NPP Kleneč, tak i na druhé lokalitě VKP Stráň na Kamenici kam byl *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* uměle vysazen. Přesto že jsou data z těchto studií k dispozici již nějakou dobu, nebyla prozatím zpracována (Šímová, 2011; Dostálek, 2012).

Ve spojitosti s tímto vznikly na katedře botaniky a životního prostředí PřF UK dvě bakalářské práce, které studují vliv managementu, ale výsledky zatím také nebyly zpracovány.

Jedna práce shrnuje poznatky především o druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, o příčinách jeho ohrožení a o metodách využitelných na jeho záchranu. Dále pojednává o managementu písčín, na kterých se tento druh vyskytuje (Špalová, 2010).

Druhá práce se zabývá managementem chráněných území na písčínách. Vznikem, strukturou, složením vegetace a specifickými vlastnostmi tohoto biotopu. Studuje také sukcesí na písčínách v České republice, v modelové oblasti NPP Kleneč, a její vliv na druh *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*. Nastiňuje také různé způsoby managementu pro tuto lokalitu (Šímová, 2010).



## 4. Závěr

Populační dynamika rostlin se zabývá především velikostí a strukturou populací. Závisí na různých abiotických a biotických faktorech, které ji mohou ovlivňovat. Mezi hlavní faktory ovlivňující populační dynamiku rostlin patří herbivorie, náhodné disturbance, klima, kompetice a management. U malých populací je specifické, že jsou náchylnější k některým faktorům a díky ztrátě habitatu, fragmentaci prostředí a nižší schopnosti reprodukce se zvyšuje riziko jejich vyhynutí.

K pochopení populační dynamiky druhů lze využívat různé demografické analýzy. Vhodným nástrojem jsou maticové modely, které se nejčastěji používají k identifikaci nejdůležitější fáze v životním cyklu. To lze využít například k navržení optimálních ochrannářských opatření. Získané znalosti o populační dynamice můžeme využít také k cílenému posílení populace, což se stejně jako snahy o reintrodukcii druhů stalo nedílnou součástí ochrany biodiverzity.

Jedním z kriticky ohrožených druhů je také *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, česká endemická rostlina. Jeho jediná přirozená lokalita je Národní přírodní památka Kleneč u Roudnice nad Labem. Druhá, náhradní lokalita je Významný krajinný prvek Stráň na Kamenici kam byl *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* koncem 80. let vysazen. Na jeho lokalitách se provádí různá managementová opatření, která se každoročně monitorují. Z literatury vyplývá, že jediným biotickým faktorem, který negativně ovlivňuje *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* je motýlý fytofág *Cnephasia longana*. Zatím ale nebyl blíže prozkoumán jeho vliv. Ve své další práci bych se proto chtěla věnovat jednak této problematice a také vyhodnocením doposud získaných dat společně s dalšími novými daty. Již od roku 2010 se na lokalitách značí veškeré nové rostliny a dvakrát ročně se zaznamenává jejich přežití, kvetení a případná produkce semen. Sbírají se také data pro sledování sukcese. Souhrnně ale nebyla tato data zpracována, což bude cílem navazující diplomové práce.

## Seznam použité literatury

- Bělohoubek, J. (2006a). Bude český endemit zachráněn? *Ochrana Přírody*, 61, 208 – 212.
- Bělohoubek, J. (2006b). Vytváření podmínek pro zachování významných biotopů a podpora druhové rozmanitosti rostlin v Ústeckém kraji z programu PPK. *Ochrana Přírody*, 61, 131 – 134.
- Bělohoubek, J. (2008). Záchranný program pro hvozdík písečný český (*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* (Novák) O. Schwarz). AOPK ČR, Ústí nad Labem
- Boisvenue, C., & Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 862–882.
- Byers, D. L. (1995). Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by eupatorium (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 82, 1000 – 1006.
- Casper, B. B., & Jackson, R. B. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 545–570.
- Caswell, H. (1989). *Matrix population models: construction, analysis and interpretation* (p. 328). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Colas, B., Kirchner, F., Riba, M., Olivieri, I., Mignot, A., Imbert, E., ... Fréville, H. (2008). Restoration demography: a 10-year demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology*, 45, 1468–1476.
- Crone, E. E., Ellis, M. M., Morris, W. F., Stanley, A., Kaye, T. N., Bell, T., ... Menges, E. S. (2013). Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conservation Biology*, 27, 968–978.
- Crone, E. E., Menges, E. S., Kaye, T. N., Knight, T. M., Oostermeijer, G., Quintana-Ascenio, P. F., ... Williams, J. L. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, 14, 1–8.
- Dahlgren, J. P., & Ehrlén, J. (2011). Incorporating environmental change over succession in an integral projection model of population dynamics of a forest herb. *Oikos*, 120, 1183–1190.
- DeAngelis, K. M., Brodie, E. L., DeSantis, T. Z., Andersen, G. L., Lindow, S. E., & Firestone, M. K. (2009). Selective progressive response of soil microbial community to wild oat roots. *The ISME Journal*, 3, 168–78.
- Dostálek, T. (2012): *Populační studie a vegetační monitoring hvozdíku písečného českého*. Zpráva pro AOPK ČR.

- Farrington, S. J., Muzika, R.-M., Drees, D., & Knight, T. M. (2009). Interactive effects of harvest and deer herbivory on the population dynamics of American ginseng. *Conservation Biology*, 23, 719 – 728.
- Fischer, M., & Matthies, D. (1998). Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, 86, 195–204.
- Gering, J. C., Crist, T. O., & Veech, J. A. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17, 488–499.
- Gerža, M. (2009). Endemismus v České republice: Rostliny 1. část. *Ochrana Přírody*, 2, 12 – 15.
- Godefroid, S., Piazza, C., Rossi, G., Buord, S., Stevens, A.-D., Agurauja, R., ... Vanderborght, T. (2011). How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation*, 144, 672–682.
- Heřman, P. (2009). *Lepidopterologický průzkum NPP Kleneč se zaměřením na motýli fytofágy hvozdíku písečného českého (Dianthus arenarius subsp. bohemicus (Novák) O. Schwartz) AOPK ČR, Ústí nad Labem.*
- Hodge, A., & Fitter, A. H. (2013). Microbial mediation of plant competition and community structure. *Functional Ecology*, 27, 865–875.
- Hoffmann, W. A. (1999). Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, 80, 1354 – 1369.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Davison, R., Tuljapurkar, S., & Jongejans, E. (2012). Stochastic LTRE analysis of the effects of herbivory on the population dynamics of a perennial grassland herb. *Oikos*, 121, 211–218.
- Jäkäläniemi, A., Postila, H., & Tuomi, J. (2013). Accuracy of short-term demographic data in projecting long-term fate of populations. *Conservation Biology*, 27, 552 – 559.
- Jennersten, O. L. A. (1988). Pollination in *dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2, 359–366.
- Kahmen, S., Poschlod, P., & 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.
- Kalůšková, J. (2012). *Genetická variabilita a evoluční vztahy českých endemických zástupců rodu Dianthus*. Diplomová práce (p. 117). Praha: Univerzita Karlova.
- Klaudisová, A. (1987). Studie populační dynamiky ohrožených rostlin. *Památky a Příroda*, 12, 314 – 316.
- Knape, J., & Valpine, P. De. (2010). Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series. *Proceedings of the Royal Society*, 1333, 1–8.

- Kolb, A. (2012). Differential effects of herbivory and pathogen infestation on plant population dynamics. *Plant Ecology*, 213, 315–326.
- Kovanda, M. (1986). Tři příběhy českého hvozdíku. *Živa*, 34, 83 – 84, 128 – 129.
- Kovanda, M. (1990): Dianthus L. - hvozdík. - In: Hejný S. & Slavík B. [eds.]: *Květena České republiky 2* (p. 200-213). Praha: Academia.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun., Kaplan, Z., Kirschner, J., & Štěpánek, J. (2002). *Klíč ke květeně České republiky* (p. 928). Praha: Academia.
- Kuncová, J., & Bělohoubek, J. (1996). Sledování a posilování populace hvozdíku písečného českého (*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*) v národní přírodní památce Kleneč. *Příroda*, 6, 163 – 168.
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science, New Series*, 241, 1455 – 1460.
- Lawson, D. M., Regan, H. M., Zedler, P. H., & Franklin, J. (2010). Cumulative effects of land use, altered fire regime and climate change on persistence of *Ceanothus verrucosus*, a rare, fire-dependent plant species. *Global Change Biology*, 16, 2518–2529.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... Wardle, D. a. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–8.
- McLaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L., & Ehrlich, P. R. (2002). Climate change hastens population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 6070 – 6074.
- Morgan, J. W. (2000). Reproductive success in reestablished versus natural population of a threatened grassland Daisy (*Rutidosis leptorrhynchoides*). *Conservation Biology*, 14, 780–785.
- Morris, W. F., Pfister, C., Tuljapurkar, S., Haridas, C. V., Boggs, C. L., Boyce, M. S., ... Menges, E. S. (2008). Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecological Applications*, 89, 19–25.
- Novák, F. A. (1927). Monografická studie evropských druhů rodu *Dianthus* ze skupiny *Dianthi fimbriati*/sekce *Plumaria*. *Spisy Vydávané Přír.Fak. UK*, 76, 1 – 71.
- Oostermeijer, J. G. B., Brugman, M. L., De Boer, E. R., & Den Nijs, H. C. M. (1996). Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana Pneumonanthe*, a rare perennial herb. *The Journal of Ecology*, 84, 153–166.
- Redford, K. H., & Richter, B. D. (1999). Conservation of biodiversity in a world of use. *Conservation Biology*, 13, 1246–1256.

- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Salguero-Gómez, R., Siewert, W., Casper, B. B., & Tielbörger, K. (2012). A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 367, 3100–3114.
- Shaffer, M. L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31, 131 – 134.
- Sharitz, R. R., & McCormick, J. F. (1973). Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology*, 54, 723–740.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M., & Bishop, J. G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75, 584–606.
- Schnitzer, S. A., Klironomos, J. N., HilleRisLambers, J., Kinkel, L. L., Reich, P. B., Xiao, K., ... Scheffer, M. (2011). Soil microbes drive the classic plant diversity-productivity pattern. *Ecology*, 92, 296–303.
- Sih, A., & Baltus, M.-S. (1987). Patch size , pollinator behavior , and pollinator limitation in catnip. *Ecology*, 68, 1679–1690.
- Silvertown, J., Franco, M., & Menges, E. (1996). Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10, 591–597.
- Silvertown, J., & Charlesworth, D. (2001). *Introduction to plant population biology* (p. 347). Oxford.
- Smith, M., Caswell, H., & Mettler-Cherry, P. (2005). Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant. *Ecological Applications*, 15, 1036 – 1052.
- Šimová, K. (2010). *Management chráněných území na písčínách*. Bakalářská práce (p. 56). Praha: Univerzita Karlova.
- Šimová, K. (2011). *Sledování sukcese na obnaženém štěrkopískovém podkladu*. Zpráva pro AOPK ČR.
- Špalová, Z. (2010). *Populační dynamika druhu Dianthus arenarius subsp. bohemicus*. Bakalářská práce (p.30). Praha: Univerzita Karlova.
- Tienderen, P. H. Van. (1995). Life cycle trade-offs in matrix population models. *Ecology*, 76, 2482–2489.
- Vitousek, P. M. (1994). Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75, 1861–1876.

Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 360 – 364.

Widén, B. (1993). Demographic and genetic effects on reproduction as related to population size in a rare , perennial herb , *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 50, 179–195.

[www.zachranneprogramy.cz](http://www.zachranneprogramy.cz)