

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy

Katedra botaniky

Oddělení geobotaniky



Faktory určující výskyt stepních druhů na Křivoklátsku

Iveta Husáková

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Zuzana Münzbergová, Phd.

Praha 2006

Obsah

Abstrakt	2
1. Úvod	3
2. Přírodní poměry území	8
2. 1. Vymezení území	8
2. 2. Lokality	9
2. 3. Geologie	10
2. 4. Geomorfologie	12
2. 5. Půdy	13
2. 6. Klima	14
2. 7. Fytogeografie	15
2. 8. Historie využívání území a zásadní vlivy lidské činnosti v minulosti	15
3. Stepní vegetace a její stanoviště na Křivoklátsku	17
3. 1. Co jsou pleše?	17
3. 2. Faktory určující rozmístění stepní vegetace	18
3. 3. Charakter stepní vegetace	20
3. 4. Otázka původu a reliktnosti stanovišť stepní vegetace (pleší)	22
3. 5. Historie botanického výzkumu pleší	24
4. Metodika	27
4. 1. Sběr dat	27
4. 1. 1. Vymezení studovaných lokalit	27
4. 1. 2. Terénní sběr dat	27
4. 1. 3. Využití historických dat	29
4. 1. 4. Změna spektra druhového složení v nedávné minulosti	29
4. 2. Zpracování dat	31
4. 2. 1. Výpočet parametrů prostředí	31
4. 2. 2. Statistické zpracování dat	33
4. 2. 2. 1. Druhové složení a podobnost lokalit	33
4. 2. 2. 2. Potenciální přímá radiace lokalit	34
4. 2. 2. 3. Druhové složení a parametry prostředí	34
4. 2. 2. 4. Počet druhů a parametry prostředí	35
5. Výsledky	36
5. 1. Druhové složení a podobnost lokalit	36
5. 2. Potenciální přímá radiace lokalit	38
5. 3. Druhové složení a parametry prostředí	41
5. 4. Počet druhů a parametry prostředí	44
6. Shrnutí výsledků	46
7. Závěr	48
8. Seznam literatury	49
9. Přílohy	54

Abstrakt

Diverzita druhů na lokalitách je výsledkem jak procesů současných, tak minulých, lokálních a regionálních. Většina studií se zaměřuje jen na něco z toho, studie sledující relativní význam všech těchto procesů je málo a navíc byly provedeny jen v lesích.

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

Z přehledu výzkumů provedených na Křivoklátsku vyplývá, že většina prací se věnuje zejména studiu vegetace, květeny či fytogeografie. Některé práce se zabývají také působením říčního a vrcholového fenoménu, na nějž je vázána řada dalších faktorů jako je tvar reliéfu, expozice, klima, geologické a půdní poměry. Působení všech těchto faktorů dohromady vytváří extrémní podmínky, které umožňují existenci jen druhům, které jsou na tato stanoviště nějakým způsobem adaptovány. Tato extrémní stanoviště stepní vegetace (tzv. pleše) tak vytváří mozaiku s okolními lesy, jejíž struktura se v průběhu času mění. V poslední době však dochází ke zmenšování jednotlivých lokalit, případně až k jejich zániku, což vede ke ztrátě konektivity. Výskyt druhů v takto fragmentované krajině se pak stává závislý na jejich schopnostech přežít i tam, kde se podmínky zhoršují, a zejména pak na jejich schopnostech šířit se jinam. Vliv fragmentace krajiny na výskyt stepních druhů na pozadí historie území doposud na Křivoklátsku, ale ani ve světě, příliš studován nebyl, a proto si toto zajímavé téma zaslouží větší pozornosti.

Součástí této bakalářské práce je také názorná ukázka toho, jak budou získaná data v budoucnu zpracovávána, a to na malém souboru dat pocházejících zatím jen z 11 lokalit. Na těchto lokalitách byly vytvořeny celé druhové soupisy, zaznamenány informace o zastoupení skály a zaměřeny souřadnice zeměpisné polohy, které posloužily k zakreslení lokalit do GIS a následnému vypočtení parametrů prostředí – plocha, izolovanost, sklon, orientace a potenciální přímá radiace lokalit. Všechna data byla statisticky zpracována a vyhodnocena. Z těchto předběžných výsledků je patrné, že současné rozšíření stepních druhů ve studovaném území je nejvíce ovlivněno velikostí dané lokality a jejím charakterem ve smyslu zastoupení skály.

1. Úvod

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

Jedno z možných vysvětlení druhové diverzity na fragmentovaných stanovištích nám poskytuje rovnovážná teorie ostrovní biogeografie (Mac-Arthur et Wilson 1963, 1967), která říká, že počet druhů na ostrově je dán rovnováhou mezi imigrací a extinkcí. Jedná se však o dynamickou rovnováhu, jelikož neustále některé druhy vymírají a stejné nebo jiné je nahrazují (Begon et al. 1997). Čím je ostrov vzdálenější od pevniny nebo od dalších ostrovů, počet druhů bude menší, jelikož jejich výskyt bude omezen schopností druhů došít se na takto vzdálenou lokalitu. Naopak, čím je plocha ostrova větší, tím se zde může udržet více druhů. To dokládá i mnohonásobně ověřený pozitivní vztah mezi počtem druhů a plochou lokality, tzv. „species-area relationship“ (Boecklen 1986, Kohn et Walsh 1994, Ricklefs et Lovette 1999, Ney-Nifle et Mangel 2000, Pyšek et al. 2002, Peintinger et al. 2003, Turner et Tjorve 2005).

Plocha může ovlivnit druhové bohatství buď přímo nebo nepřímo (Mac-Arthur et Wilson 1967, Kohn et Walsh 1994). Nejjednodušším přímým vysvětlením „species-area relationship“ je, že na velkou plochu se vejde víc jedinců a tak i druhů. Plocha může působit přímo také tím, že populace na větších ostrovech jsou dostatečně velké a díky tomu riziko extinkce je menší, nebo tím, že větší ostrovy představují větší cíl pro šířící se organismy a tak ovlivňuje míru kolonizace (Mac-Arthur et Wilson 1967). Plocha může působit také nepřímo a to prostřednictvím korelace s dalšími faktory, které ovlivňují diverzitu přímo (Ricklefs et

Lovette 1999). Mezi nejvýznamnější faktory patří diverzita stanovišť. Větší ostrovy mohou podpořit více typů stanovišť a tak umožnit přežití více druhů.

Termínem ostrov nemusíme vždy označovat pouze ostrovy suché země v „moři vody“, pro něž byl koncept ostrovní biogeografie vytvořen. Ostrovy mohou představovat jakékoliv ohraničené stanoviště obklopené jiným typem lokalit (Begon et al. 1997), tedy to mohou být například ostrůvky bezlesí obklopené okolními lesy. Proto řada procesů probíhajících na skutečných ostrovech probíhá i na ostrovech pevninských a tak lze studovat podobné věci jak na ostrovech, tak na pevnině.

Jedním z těchto procesů je vliv izolovanosti. Výskyt jednotlivých druhů na určité lokalitě potom závisí na různých schopnostech druhů šířit se ve fragmentované krajině. Kdyby druhové složení bylo dáno jen podmínkami na stanovišti, nebyl by žádný rozdíl mezi druhy šířícími se různým způsobem. Naopak, když limitace šíření je důležitý proces, lze očekávat, že shoda mezi výskytem druhů předpovězeném na základě podmínek prostředí a skutečným výskytem druhů v krajině bude menší pro druhy s limitovanou schopností šíření. Takové druhy zanechají mnoho vhodných míst neobsazených. Stupeň limitace šíření druhů je ovlivněn jednak vlastnostmi druhů, jednak charakteristikami lokalit (Ozinga et al. 2005). Mezi významné vlastnosti druhů patří zejména dostupnost semen, schopnost šířit se, a také se rozšířit a udržet na lokalitě (Tremlová-Blažková 2005). Pro izolované lokality má význam především šíření na dlouhou vzdálenost, které je zprostředkováno větrem, velkými savci, ptáky nebo vodou (Soons 2003). Na krajinné úrovni může být stupeň limitace šíření ovlivněn také hojností druhů v regionálním species poolu a prostorovým uspořádáním a konektivitou vhodných lokalit (Ozinga et al. 2005).

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

Přežívání druhu na úrovni krajiny v tomto případě závisí na existenci právě těchto potenciálně vhodných, ale neobsazených lokalit (Eriksson 1996, Ehrlén et Eriksson 2000). Je tedy nutné, aby se v průběhu existence jedné populace z ní vytvořily další populace, které

obsadí tyto prázdné lokality (Hanski 1998), populace na původním místě pak může zaniknout. Tak dochází k přemístování jednotlivých populací.

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

Z toho plyne, že dynamika druhů v krajině nesouvisí jen současnými podmínkami a strukturou krajiny, ale i s podmínkami a strukturou krajiny v minulosti. Nutné je si uvědomit, že každá krajina prochází neustálými proměnami, při nichž některé pro druh vhodné lokality zanikají a jiné vznikají. Kromě podmínek panujících na lokalitě tak výskyt druhu záleží do značné míry také na jeho schopnosti přežít i tam, kde se podmínky zhoršují, a zejména pak na jeho schopnosti šířit se jinam (Eriksson 1996, Ehrlén et Eriksson 2000). Pro šíření druhu je proto podstatná konkrétní časoprostorová struktura krajiny.

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

Vliv historie na rozšíření druhů a diverzitu byl studován především v lesích. Příkladem práce tohoto směru je studie autorů Honnay et al. (2004), kteří dokládají, že některé druhy jsou silně vázány na primární lesy a v lesích sekundárních se vyskytují jen velmi zřídka,

zatímco jiné druhy se naopak častěji vyskytují v lesích sekundárních. Ještě jiné se pak vyskytují v obou typech lesa srovnatelně často. Takovýto výskyt druhů pravděpodobně odráží jejich schopnosti šíření. Řada dalších autorů se zabývá podobnou tematikou vztahující se k rozšíření lesních druhů, jmenovitě např. Graae et Sunde (2000) či Jacquemyn et al. (2001) a řada dalších. Studie na jiných typech stanovišť jsou poměrně vzácné a věnují se spíše zemědělské či sídelní (venkovské) krajině ve vztahu k využití půdy v historii (Bruun 2000, Bruun et al. 2001, Cousins et Eriksson 2001, Cousins et Eriksson 2002). Navíc jsou tyto práce zaměřeny jen na jeden či několik málo druhů (Donohue et al. 2000) nebo jen na druhovou diversitu (Bruun 2000).

Výše uvedené ukazuje, že diverzita na lokalitách je výsledkem jak procesů současných, tak minulých, lokálních a regionálních. Většina studií se zaměřuje jen na něco z toho, studie sledující relativní význam všech těchto procesů je málo a navíc byly provedeny jen v lesích (Honnay et al. 2004, Graae et Sunde 2000, Jacquemyn et al. 2001).

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

Cílem této bakalářské a především pak diplomové práce je proto zjistit, které faktory jsou zodpovědné za výskyt stepních druhů v jinak lesnaté krajině Křivoklátska a to především ve vztahu ke stupni fragmentace konkrétní krajiny v současnosti, ale i k historické struktuře krajiny. Na základě toho pak zhodnotit relativní význam faktorů z různých období pro diverzitu druhů a určit, jak se změnilo spektrum druhového složení i výskyt jednotlivých druhů v nedávné minulosti. Pomocí analýzy geografických a historických dat získaných z leteckých snímků a po propojení s terénními údaji o výskytu druhů na lokalitách se pokusím odpovědět (především až v diplomové práci) na následující otázky:

- 1) Jak závisí počet druhů a druhové složení na současné charakteristice lokality (pleše), zejména na její velikosti, izolovanosti a stanovištních podmínkách?
- 2) Jak je počet druhů a druhové složení pleše ovlivněno historickými faktory? Tzn. jak stará je lokalita, co na ní bylo v minulosti (les/pleš), jak byly tyto lokality propojené v minulosti.
- 3) Jaký je relativní význam současných a minulých faktorů pro diverzitu druhů?
- 4) Jak se změnilo spektrum druhového složení a výskyt jednotlivých druhů od 70-tých let do současnosti?



Obrázek 1: Pohled na Týřovickou skálu.

2. Přírodní poměry území

2. 1. Vymezení území

Studované území se nachází v CHKO a BR Křivoklátsko, a to v NPR Týřov a Velká Pleš. Tyto NPR jsou velice vhodné pro studium druhového bohatství stepních prvků flóry, jelikož vykazují velkou zachovalost přírody, pestrou geomorfologickou členitost a na ní vázané nejlépe vyvinuté komplexy stepních společenstev na Křivoklátsku, které se zde vyskytují na řadě drobných i větších stanovišť. Obě rezervace se vyznačují pestrou mozaikou stanovišť s mnoha vzácnými a ohroženými druhy rostlin i živočichů.

Rozloha území je celkem 516,22 ha, přičemž NPR Týřov zaujímá 420,56 ha a NPR Velká Pleš 95,66 ha, z toho je celkem asi 33,4 ha bezlesí, což představují hlavně pleše a skály. Nejvyšší kótou celého studovaného území je Vysoký vrch (510 m), nejnižše položená jsou úpatí svahů na břehu Berounky (250 m). Četné výchozy skal (Týřovická, Kravčina, Výrovka) poskytují specifické podmínky pro vznik nelesní vegetace (Knížetová 1975).



Obrázek 2: Orientální mapa s vymezením NPR Týřov a NPR Velká Pleš, 1: 50 000.

2. 2. Lokality

Za zájmové lokality – pleše – považují všechny otevřené plochy nebo plochy s pokryvností stromového patra menší než 30%, které se vyznačují mělkou půdou a všemi charakteristikami uvedenými v kapitole o pleších. Jsou to lokality, které by byly v rámci mapování pro soustavu Natura 2000 vymapovány jako jednotky T3.1, T4.1, T5.5, T8.1.B, S1.2, S1.3, S2.B. Jelikož je těchto jednotek hodně, uvedu jen jejich stručné charakteristiky na základě Katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2001).

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

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

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

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

Jednotky skupiny S1 označují skály a droliny, S2 pak pohyblivé sutě. Kategorie S1.2 představuje štěrbinovou vegetaci silikátových skal a drolin, kde dominují drobné acidotolerantní kapradiny, např. sleziníky (*Asplenium* spp.) a někdy také dvouděložné suchomilné chamaefyty (*Aster alpinus*, *Saxifraga rosacea*). Dominující petrofyty jsou doprovázeny někdy i druhy suchých trávníků (např. *Allium senescens* subsp. *montanum*). Tato

jednotka zahrnuje několik odlišných typů spojených s četnými přechody a mozaikami. V mém případě se jedná o podjednotku s vegetací slunných svahů (Chytrý et al. 2001).

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

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

Dále lze tyto lokality – pleše – vymezit na základě Mapy potenciální přirozené vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et Moravec 1995), kde díky velké zachovalosti křivoklátské přírody většina jednotek odpovídá skutečnosti. Za pleše lze považovat ty lokality, které v této mapě představují jednotky: Břeková doubrava (*Sorbo-Quercetum*, SQ), která je častá v mozaice se suťovými lesy, většinou jen v malých ostrůvcích; Kamejková doubrava (*Lithospermo-Quercetum*, LiQ), která se vyskytuje jako malé ostrůvky teplomilné doubravy na výrazně xerothermních polohách s minerálně bohatším podkladem (Týřovická skála, Vápenný vrch) a Tařicová skalní společenstva (*Alyso-Festucion pallentis*, AF), která zahrnují mozaiku xerothermních travinných a lemových společenstev a rozvolněných „řídkolesů“ (tzv. pleše). Výskyt je vázán na slunné skalnaté svahy nad údolím Berounky a Úpořského potoka (Kolbek et al. 1997). Vzhledem k tomu, že ne všechny pleše by vznikly bez činnosti člověka, je nutné při jejich mapování vycházet především z terénní zkušenosti.

2. 3. Geologie

Z geologického hlediska náleží celé území CHKO Křivoklátsko významné stavební jednotce Českého masivu nesoucí název Barrandien. Budují ho nemetamorfované až slabě metamorfované horniny svrchních starohor – proterozoika – zvrásněné na sklonku této éry a

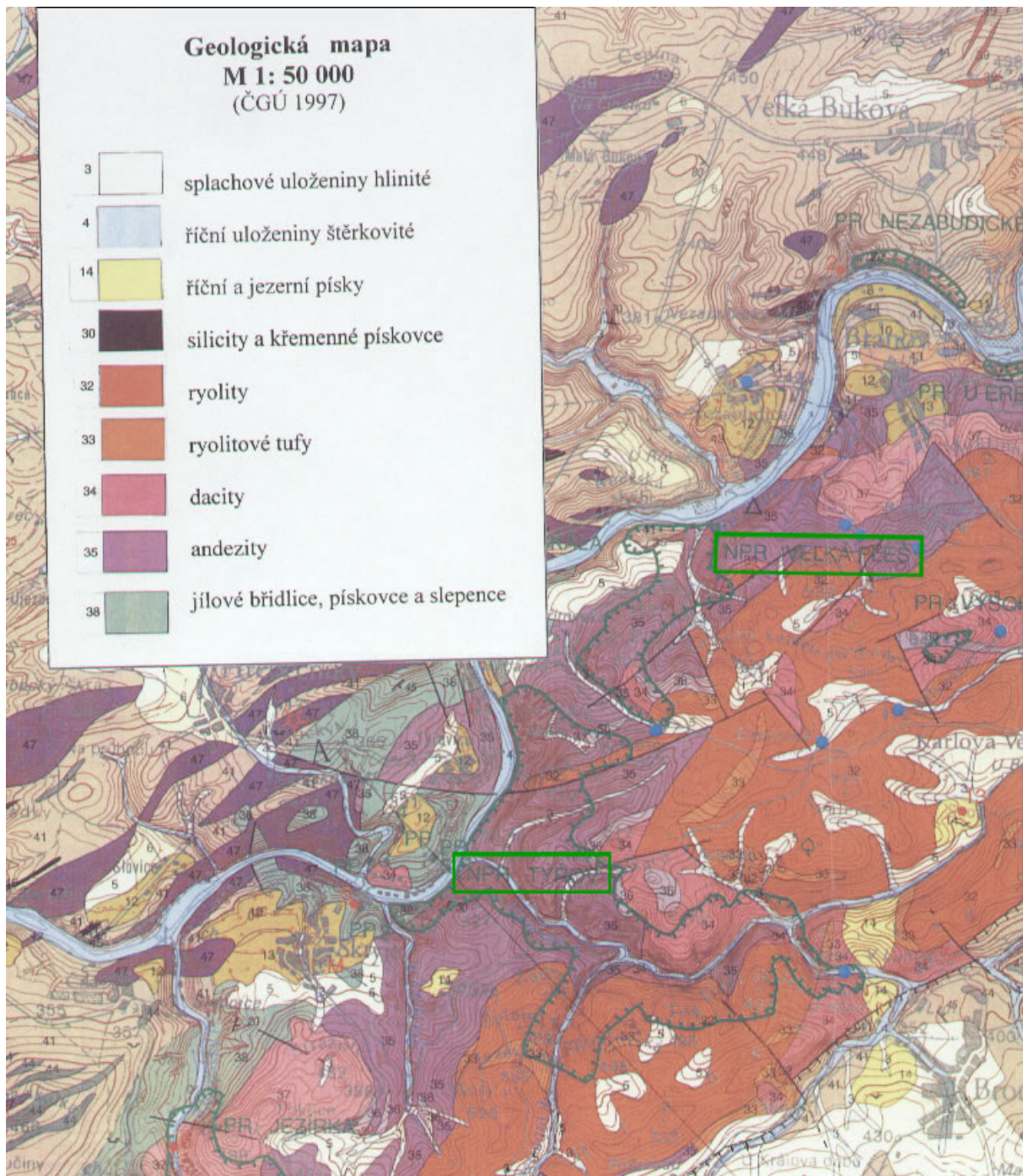
starších prvohor – paleozoika – zvrásněné včetně starohorního podloží při variských horotvorných pochodech v mladších prvohorách (Kolbek et al. 1999b).

Z hlediska studovaného území má největší význam pásmo sopečných hornin kambrického stáří, které se táhne z jižního okolí Skryjí podél pravého břehu Berounky až do okolí Zbečna a vytváří tak křivoklátsko-rokycanský komplex. Na rozdíl od kambrických sedimentů skryjsko-týřovické oblasti (skryjské břidlice, polymiktní týřovické slepence, křemenné bazální slepence milevské), které se usadily v moři, probíhala sopečná činnost na pevnině. Na počátku se vylévaly kyselé dacity, později nabývaly převahy tmavošedé bazičtější andezity, které převažují v pásmu táhnoucím se blíže k Berounce. V další fázi byly vystřídány stále kyselejšími horninami – dacity, ryodacity a ryolity. Pásmo bylo postiženo variským vrásněním a pukliny v andezitech jsou místy vyhojeny CaCO_3 (Kolbek et al. 1999b).

Paleovulkanické horniny křivoklátsko-rokycanského komplexu jsou velmi rozdílné minerální síly (Kolbek et al. 1997). Převažují horniny s kyselým charakterem a nižším obsahem živin, výjimku tvoří některé bazičtější a minerálně silnější andezity. Ty tvoří také největší skalní útvary, především Týřovické skály a stěny v údolí Úpořského potoka (Kolbek et al. 1999b). Díky zmíněnému vyhojení puklin kalcitem se i na těchto jinak jen středně bazičtějších horninách nacházejí místy vhodná stanoviště pro vápnomilnou vegetaci, především pro společenstva s pěchavou a lomikamenem vždyživým. V místech, kde se na kambrických vyvřelinách může hromadit čerstvá zvětralina a kde je slabé vyluhování, nacházíme poměrně bohatá stanoviště, tam, kde vystupuje holý skalní podklad v exponovaných polohách jen velmi chudou vegetaci (Kolbek et al. 1999b).

Díky zasažení všech hornin Barrandienu variskými horotvornými pochody, došlo k jejich zvrásnění a na různých místech k postižení zlomy. Jejich úložné poměry jsou proto nepravidelné, neboť původně plošně uložené vrstvy vykazují různý úklon, mohou být i svisle vztyčené nebo zprohýbané. To má význam z hlediska stanovištních poměrů především na svazích. V případě, že sklon vrstev je zhruba rovnoběžný se sklonem svahu, je omezen zásak srážek a těžko se vytváří mocnější půdní kryt, zatímco tam, kde vrstvy protínají povrch svahu kolmo, zasakují srážky do vrstevních spár, kde se snadno uchycuje vegetace včetně stromů, mnohdy i na velmi strmých srážkách (Kolbek et al. 1999b).

Z obrázku 3 je patrné, že celá oblast křivoklátsko-rokycanského pásma vykazuje značnou geologickou pestrost, avšak cílové lokality se nachází převážně na jednom typu podloží (andezity) a jen místy vystupují ještě dacity a jejich tufy.



Obrázek 3: Geologická mapa studovaného území, 1: 50 000. (ČGÚ 1997)

2. 4. Geomorfologie

Současný členitý reliéf je odrazem horninově pestré geologické stavby a dlouhého a složitého vývoje v minulosti, kdy docházelo ke střídání období, v nichž bylo Křivoklátsko pevninou s převažujícími odnosnými pochody, s obdobími, kdy bylo zalité mořem. Teprve během nejmladšího období terciéru – pliocénu se zakládá současná říční síť v podobě široce

rozevřených údolí se zaoblenými svahy. Z hlediska vývoje stanovištních poměrů je podstatné, že až do začátku kvartéru zde nebyly skalnaté údolní zářezy. Ty vznikly teprve v tomto nejmladším období a propůjčily postupně křivoklátské krajině její dnešní členitý vzhled. Odnosné pochody, působící zejména v drsném klimatu ledových dob, odkryly čerstvý skalní podklad nejen v údolích vodních toků, především Berounky a jejích větších přítoků, ale modelovaly i terén podle různé odolnosti hornin. Mimořádně odolné buližníky a do značné míry i kambrické vulkanity a ordovické křemence proto vytvořily skalnaté vrcholy zpestřující zejména jižní část Křivoklátska, která tak spolu se zahlabováním údolí nabyla vrchovinný charakter. Z tohoto stavu vychází i geomorfologické členění území (Kolbek et al. 1999b).

Geograficky přísluší celé území Křivoklátska k soustavě vrchoviny Berounky, v níž jsou zastoupeny dvě podsoustavy – Brdská vrchovina a Plzeňská pahorkatina (Demek et al. 1965). V severozápadní části Brdské vrchoviny se rozkládá Křivoklátská vrchovina, pro jejíž reliéf je charakteristická existence krátkých hřbetů a hlubokých údolí potoků (Demek et al. 1965). Ta je dále dělena Berounkou na severní Lánskou pahorkatinu a jižní Zbizožskou vrchovinu, které lze ještě dále členit. Z hlediska studované oblasti stojí za zmínku Vlastecká vrchovina táhnoucí se od západu k východu a náležící do Zbizožské vrchoviny. Její reliéf je výrazně členitý s četnými hřebeny a suký. Údolí, zejména při severozápadním omezení vrchoviny (včetně údolí Berounky), jsou úzká, hluboká a bohatě větvená (Český geologický ústav 1997).

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

2. 5. Půdy

Půdy chráněné oblasti se tvořily převážně vlivem podnebí a horninového podkladu (Český geologický ústav 1997). Vyzrálým a velkoplošně zastoupeným půdním typem je středoevropská hnědozem, avšak ostrůvkovitě se vyskytují i jiné typy půd, jejichž vlastnosti jsou výrazně ovlivněny místním vodním režimem nebo reliéfem s čerstvými výchozy různých hornin. Z hlediska výskytu flóry i vegetace mají prvořadý význam mělké humózní A/C-půdy

na čerstvých horninách. Na silikátových a vůbec nevápnných substrátech jsou to rankery, typické půdy skalních stepí na skalnatých stráních ve velkých údolích, především na Berounce. Jejich úživnost se řídí minerální silou výchozích hornin. Na kambrických andezitech, tedy horninách vyskytujících se na studovaných lokalitách, se nachází středně úživné typy rankerů (Kolbek et al. 1999b). Podle stupně vývoje můžeme rozlišovat šedý ranker s mulovým modernem hostící tařicová skalní společenstva (*Alyso-Festucion pallentis*), na vývojově pokročilejším hnědém rankeru se jako přirozená společenstva vyskytují břekové, popř. smolničkové doubravy (*Sorbo-Quercetum*, *Viscario-Quercetum*). Na tvrdých buližnicích se vyvinul dystrofní ranker se surovým humusem, jehož přirozenou vegetací je lišejníkový bor (*Cladonio-Pinetum*), popř. jeho vývojová stádia často s převládajícím vřesem (Kolbek et al. 1997).

2. 6. Klima

Křivoklátsko spadá do mírně teplé a mírně suché klimatické oblasti, okrsku MT 11 (Quitt 1977, sec. Kučera et Mannová 1998), charakterizované dlouhým, suchým a teplým létem, krátkým přechodným obdobím s mírně teplým jarem a podzimem, krátkou, mírně teplou a velmi suchou zimou s krátkým trváním sněhové pokrývky. Průměrné roční teploty jsou 7 – 8°C. V kaňonovitých partiích údolí se projevuje teplotní inverze, což podmiňuje zvrát vegetačních pásem (Kolbek et al. 1997). Na stanovištích skalních ostrožen s teplomilnou bylinnou vegetací nebo reliktními bory se výrazně zvyšuje v radiačních dnech výpar i teplota oproti okolním lesním porostům (Kolbek, Hroudová et. Hrouda 1980, sec. Kolbek et al. 1997).

Oblast se nachází na okraji srážkového stínu Krušných hor (Hůla et al. 1996). Průměrné roční srážky jsou 500 – 600 mm (pro Velkou Pleš 550 – 580 mm), ve vegetačním období spadne však jen 350 mm srážek (Vesecký et al. 1958, sec. Kolbek et al. 1997). Území proto patří do suché oblasti Čech. Převládající směr větru je západní a jihozápadní (Vesecký et al. 1961, sec. Kolbek et al. 1997), což má význam pro vytváření nádeštných poloh a kondenzaci mlh.

Velmi důležité pro vegetaci jsou anomálie projevující se v mezo- a mikroklimatu stanovišť. V hluboce zaříznutých údolích se výrazně uplatňuje inverzní fenomén a chod teplot je odlišný. Zatímco dna údolí jsou studená a vlhká, horní poloviny svahů jsou podstatně sušší a teplejší. Rovněž dobře patrné jsou expoziční rozdíly (např. protilehlých svahů) vykazující odlišné

klimatické charakteristiky. Mikroklima velmi blízkých stanovišť tak může být velmi odlišné (Kolbek et al. 1997).

2. 7. Fytogeografie

Studované lokality leží v oblasti mezofytika ve fytogeografickém okrese 32 Křivoklátsko. Je to oblast květeny a vegetace odpovídající temperátnímu pásmu ve středoevropských podmínkách oceanity (Skalický 1988, sec. Kučera et Mannová 1998). Z hlediska biogeografického členění náleží oblast do Křivoklátského bioregionu (Culek et al. 1996, sec. Kučera et Mannová 1998).

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

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

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

I přes zachovalá přírodní společenstva je studované území také dokladem lidských činností v minulých stoletích. V území leží zřícenina hradu Týřova pocházejícího ze 13. století. Je zcela zřejmé, že podhradí i se širším okolím hradu bylo dlouhé období pod vlivem různých lidských činností. Durdík ve své monografii „Hrad Týřov“ (2001) uvádí :

„ O tom, jak vyhlíželo a bylo organizováno zázemí hradu ve 13. století, nemáme žádné historické prameny“. Okolní lesy byly jistě využívány pro získávání stavebního a otopového dřeva a také pro pastvu dobytka. Dobové rytiny ještě z počátku 19. století a fotografie z počátku 20. století ukazují zříceninu hradu s pastvinami a loukami v okolí. Dále také Blažková (1996) zaznamenala z vyprávění pamětníků stav přírodního prostředí a hospodářského využití okolí Skryjí ve dvacátých a třicátých letech minulého století. Pleše byly tehdy využívány jako zdroj píce pro dobytek a pravděpodobně i k nahodilé pastvě.

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

Jedním ze zásadních vlivů na vývoj území ve 20. století byl vysoký stav spárkaté zvěře. Významným loveckým revírem bylo Kouřimecké polesí již od přelomu minulého tisíciletí a to se v podstatě uchovalo do dnešních dob. V roce 1935 byla na sousedním Zbirožském panství vysazena mufloní zvěř. Ta se postupně rozšířila i na Týřov a Velkou Pleš. Na botanicky nejhodnotnější částech rezervací je v současné době tlak zvěře neúnosný. Dochází ke zvyšování eutrofizace substrátu a následkem toho k zarůstání nitrofilními druhy, které vytlačují původní konkurenčně slabší druhy. Další negativní působení zvěře je okus, který zapříčiňuje neschopnost rostlin vytvořit semena. To postupně vede k vyčerpání semenné banky v půdě a snížení druhové diverzity na lokalitě. Rovněž narušování půdního povrchu spárky zesiluje erozi a umožňuje ecesi na stanovišti nepůvodních ruderálních druhů např. *Rubus* spp. (Moucha et al. 2003). Vlivem mufloní zvěře na ohrožená společenstva na Týřovické skále se podrobně zabýval Kolbek (1996). Stavy mufloní zvěře budou proto postupně likvidovány a stavy jelení zvěře budou snižovány na cílové hodnoty 80ti kusů.

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

3. Stepní vegetace a její stanoviště na Křivoklátsku

3. 1. Co jsou pleše?

Význačným geomorfologickým prvkem Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko je hluboko zaříznuté údolí Berounky. Její činností byl obnažen skalní podklad a tím byly vytvořeny příznivé podmínky pro rozvoj travinobylinných a křovinných společenstev skal. Tyto relativně malé plochy mají ostrovní charakter a patří k druhově nejbohatším lokalitám (Kučera et Mannová 1998).

Termín „pleš“ označuje otevřené plochy obklopené okolním lesem. Jedná se o přirozené travnaté porosty vrcholových partií kopců v některých suchých oblastech, zejména na Křivoklátsku, odkud byly také popsány. Jsou to skalní a travnaté stepi, vázané na vrcholové partie skalních výchozů s mělkým půdním horizontem, významná reliktní stanoviště teplomilných druhů a proto patří mezi nejhodnotnější formace v oblastech, kde se vyskytují (Pivničková 1997). Řada autorů ve svých pracích používá termín pleš bez bližší charakteristiky a někteří ho také objasňují (Knížetová 1975, Rivola 1975, Kolbek 1985, Petříček et Kolbek 1990). Ze srovnání těchto definic vyplývá, že popisují téměř totéž jinými slovy, některé s bližším upřesněním jednotlivých společenstev charakteristických pro pleše. Jedná se především o společenstva třídy *Sedo-Scleranthetea*, *Asplenietea trichmanis*, *Festuco-Brometea* a *Nardo-Callunetea* (Kučera 1997). Kolbek (1985) ve své práci uvádí, že rostlinná společenstva pleší jsou sice archaická, a co se týče jednotlivých porostů poměrně homogenní, ale na různých stanovištích charakterizována neopakovatelným floristickým složením daným odlišnými lokálními podmínkami, s dominancí určitého druhu. Proto ani jejich fytoocenologické zařazení není jednoduché.

Podle Kučery a Mannové (1998) lze pleše definovat jako otevřené plochy, jejichž výskyt je podmíněn kombinací vrcholového a říčního fenoménu, expozicí, klimatem, geologickými a půdními poměry. Tato stanoviště jsou tedy vázaná na hluboké kaňonovité údolí Berounky a jejich přítoků a na vrcholy z kamenitě zvětrávajících hornin na výslunných návětrných svazích. Na tato stanoviště se váže komplex travinobylinných společenstev, která se vyznačují mozaikovitě uspořádaným bylinným patrem a bohatým zastoupením mechů a lišejníků. Společenstva skeletovitých primitivních půd navazují na semixerotermní trávníky a skalní stepi a jsou ohraničena lemovými společenstvy, která přecházejí do teplomilných

křovinných pláštíů a rozvolněných zakrslých doubrav. Na pleších se setkáváme s přirozenou vegetační skladbou reliktního rázu.

3. 2. Faktory určující rozmístění stepní vegetace

Výskyt pleší je dán především kombinací říčního a vrcholového fenoménu, které se spolu výrazně prolínají a také jejich vazbou na fenomény georeliéfu. Místa, kde se přímo stýká více takovýchto ekofenoménů se vyznačují zvláště vysokou biodiverzitou (Ložek 2005).

Pod pojmem fenomén se rozumí charakteristický soubor stanovišť a procesů s typickou flórou a faunou podmíněný geologickými a hydrologickými poměry, reliéfem a klimatem. Takovéto okrsky se většinou již svým celkovým vzhledem vymykají z průměrného rázu krajiny a vytváří tak významné krajinné prvky, které podstatnou měrou přispívají k její pestrosti (Ložek 1988).

Jelikož se pleše vyskytují v údolí Berounky a v hlubších údolích jejích přítoků, projevuje se zde říční fenomén. Ten lze definovat jako soubor ekosystémů, které vytváří charakteristický komplex vázaný na hluboce zaříznutá říční údolí, vytvořená tisíciletou erozí činností vodního toku. Údolí se zahlubují až vytvoří hluboké, často skalnaté rokly, které nabývají dojmu členité horské krajiny (Ložek 1988). Podstatu říčního fenoménu rozebírá Ložek (1988) v širokém kontextu jednotlivých souvislostí:

- 1) údolní „nárazovité“ svahy s četnými skalními výchozy představují velkolepé geologické odkryvy
- 2) horniny vystupující ve svazích jsou obvykle nezvětralé, takže se plně uplatňují jejich fyzikální vlastnosti, což výrazně ovlivňuje reliéf; v odolných horninách se vytvářejí kaňonovité soutěsky
- 3) díky morfologické členitosti a odkrytosti se uplatňuje také chemismus hornin, což se odráží v pestrém vývoji půd a ve složení flóry a fauny
- 4) členitý reliéf ovlivňuje i místní klima – jedná se o orientaci svahů ke světovým stranám, o usměrnění vzdušného proudění a srážek (dochází ke klimatické inverzi)
- 5) na lokalitách s těmito vlastnostmi se vyskytuje velké množství rostlin a živočichů, z nichž řada je vázána na vyhraněná extrémní stanoviště
- 6) samotný vodní tok se uplatňuje při šíření některých druhů splavováním

Pro říční fenomén je typická vysoká diverzita stanovišť a druhů daná členitým reliéfem. Říční údolí představuje významnou migrační cestu pro živočišné a rostlinné druhy.

Skály a rokle poskytují útočiště mnoha druhům, které v okolní člověkem pozmeněné krajině již nemohou existovat. Na strmých svazích zůstaly zachovány porosty přirozeného složení a díky tomu se zde zachovaly relikty z minulých období (z glaciálu i z klimatického optima poledové doby). Oblasti, kde se projevuje říční fenomén, náleží mezi nejbohatší a nejvíce zachovalé části naší přírody. Na Křivoklátsku je nejcennější úsek říčního údolí vyvinut v údolí Berounky mezi obcemi Skryje a Křivoklát, kde se nacházejí jedny z nejmohutnějších skalních útvarů – spilitová Čertova skála a paleoandezitové Týřovické skály (Ložek 1988, Mannová 1994).

Meandrující říční kaňon obsahuje na malém prostoru pestrou stanovištní mozaiku a půdně vegetační katénu. Vegetace zachovává jistou pravidelnost ve střídání lesa a reliktního bezlesí na skalních výchozech (Kučera 1997).

Výskyt pleší dále souvisí s vrcholovým fenoménem, který označuje efekty extrémních ekologických faktorů. Prvotně je podmíněn reliéfem a odráží se na všech ekologických režimech (Kučera et Mannová 1998). Je výrazně vyvinut na vrcholech se strmějšími svahy, mělkými půdami a skalními výchozy, kde se mohou plně projevit rozdíly mezi jednotlivými horninami a půdami v různých orientacích ke světovým stranám i na vlastním temeni v klimaticky velmi exponované poloze. Jeho výskyt je vázán na plně vyvinuté a výrazně modelované vrcholy. V širším krajinném rámci jde obvykle o typické plošky (patches) vyznačené izolovanými výskyty určitých druhů. Na rozdíl od říčního fenoménu, který představuje biokoridory umožňující šíření některých druhů, má vrcholový fenomén charakter spíše bodový, takže vytváří lokální biocentra (Ložek 2005). Vrcholový fenomén se projevuje klimaticky (větrem, teplotou, osluněním, námrazou, sněhem a ostatními srážkami), edaficky (např. zakyslením půd, půdní degradací, sníženou vlhkostí), vegetačně (např. tvarem rostlin, druhy reagující na různé typy stanovišť – xerofyta, acidofyta, celkovou vegetační mozaikou). Rozdíly se vytvářejí na návětrných a v závětrných polohách (Sofron 1985, sec. Kučera et Mannová 1998). Na Křivoklátsku lze navíc ještě vymezit xeroacidní vrcholový fenomén, který se vyznačuje vyplavováním živin, degradací a skeletizací půd na vrcholech. Ustupuje stromové patro a na vrcholu se nachází otevřená plošina s acidofilní travinobylinnou vegetací. Mikroklima zde nabývá kontinentálnějšího charakteru (Kučera 1997).

Prostřednictvím reliéfu a na něj vázaných těchto fenoménů se uplatňují další faktory určující rozmístění stepní vegetace. Jedná se především o tvar reliéfu, průběh, sklon a expozici svahů (Husová 1990). Dále působí i zeměpisná poloha, nadmořské výška, geologický podklad, typ půdy, půdní a vzdušná vlhkost, vliv člověka a další (Mannová 1994).

Utváření reliéfu je silně závislé na geologické stavbě. Jednotlivé horniny se projevují jak svými fyzikálními vlastnostmi (odolností a způsobem zvětrávání), tak chemickými vlastnostmi (minerální silou) (Husová 1990). Zrychlená eroze na strmém svahu obnažuje čerstvou zvětralinu a tím se v půdě projevují výrazněji všechny zvláštnosti matečné horniny. Obnažený geologický podklad vytváří skalky a skalnaté stupně. Skalky spadají poměrně strmě k řece a skládají tak komplex skalních teras, vyvýšenin a ostrohů (Mannová 1994).

Pleše jsou dále svým výskytem vázané na osluněné návětrné strmé svahy na mělkém skalním podloží s jižní, jihovýchodní a jihozápadní orientací. Podmínkou pro rozvoj bezlesých enkláv je teplé a suché klima. Působení všech činitelů dohromady (orientace, sklon, působení větru, oslunění, nedostatek vláhy) vytváří extrémní podmínky. Nízká vlhkost na těchto stanovištích je způsobena nízkými srážkami, vysoušením půdy větrem, výparem způsobeným nadměrným osluněním a přehřátím skalního podkladu a půdy, ale i sklonem (většina srážkové vody steče po strmém skalnatém podkladu). Význačným zdrojem vláhy jsou pro tato stanoviště mlhy a ranní rosa. Oslunění na jižních svazích je velmi intenzivní, teplota při povrchu je velmi vysoká (i více než 55°C na slunci). Dále je výskyt pleší podmíněn i edaficky. Nejextrémnějším ekotopem jsou skalní hrany, kde je mělká půda, nízká půdní vlhkost a vysoká intenzita větru (Kučera et Mannová 1998).

3. 3. Charakter stepní vegetace

Stepní (xerothermní) vegetace se soustřeďuje na vrcholy, čili prostorově omezená stanoviště s výše uvedenými extrémními podmínkami. Pro takovéto vrcholy je charakteristický zvrát pásem se záměnou dvou hlavních dřevin – dubu a buku. Dub byl zatlačen na exponovaná místa, která jsou pro buk nevhodná (sucho, mělká půda, oslunění). Pro skalnaté vrcholy a svahy jsou proto typické jednotlivé duby nebo řidší zakrslé doubravy. Na strmých skalách se vyskytuje jen bylinná teplomilná vegetace (Kučera et Mannová 1998).

Existenci dřevin zde brání nejen sucho, ale i mrazy během zimního období. Sněhové srážky jsou nízké a napadaný sníh bývá z návětrných svahů vyfoukán, takže vegetace není kryta sněhovou pokrývkou a je vystavena působení mrazu stejně jako půda, která snadno vymrzá. Tyto podmínky jsou dalším limitujícím faktorem pro semenáčky dřevin, které nemají dostatečně vyvinutý kořenový systém, takže jsou působením ledu vytahovány ven z půdy a na otevřených plochách uschnou. Sucho, mělká půda a mrazy zabraňují okolnímu lesu pronikat na otevřené plochy a zarůstat je (Kučera et Mannová 1998).

Na pleších je zjara patrné působení mrazu. Trsy trav jsou po okrajích díky působení mrazu odumřelé. V mezerách mezi zapojeným drnem se na jaře objevuje velké množství jarních terofytů: např. *Alyssum alyssoides*, *Veronica verna*, *V. arvensis*, *Erophila verna*, *Arabidopsis thaliana*. V dalších stádiích sukcese nastupují sukulenty a další xerofilní pionýrské druhy (Knížetová 1975).

Na hlubší půdě se vytvářejí lemová a plášťová společenstva tvořící okraje pleší. V nich se vyskytují křoviny a byliny, které dosahují větší výšky a zmírňují extrémní podmínky. Tato společenstva jsou druhově velmi bohatá – např. *Cotoneaster integerrimus*, *Melica picta*, *Bupleurum falcatum*, *Dictamnus albus*, *Polygonatum odoratum* (Mannová 1994).

Na pleších se výrazně uplatňuje jarní a letní aspekt. Zejména na jaře se zde vyskytuje velké množství efemérních druhů, které prodělají celý životní cyklus během jediného roku. Vyklíčí na jaře (nebo na podzim loňského roku), projdou celým životním cyklem až ke zralým semenům během několika týdnů, odumřou a přetrvávají nepříznivé suché období jen jako semena (Jeník et Ložek 1970). Tyto druhy využívají volných prostorů mezi trsy trav a růžicemi trvalek, které se po zimě nestačily ještě rozrůst a vytvářejí zde rozsáhlé porosty (Mannová 1994). K význačnému květnatému jarnímu aspektu přispívají četné vytrvalé rostliny stepí, které vynikají nápadnými květy. Jedná se např. o *Pulsatilla pratensis bohémica*, zástupce rodů *Helianthemum*, *Potentilla*, *Thymus*, *Salvia*, *Veronica* (Jeník et Ložek 1970).

Pro letní aspekt jsou typické suchomilné (xerofilní) trávy, které jsou na zde panující drsné podmínky dobře adaptovány. Jedná se především o společenstva třídy *Festuco-Brometea* (Mannová 1994). Tyto druhy mají úzké, svinuté listy, dokonale fungující aparát průduchů a sklerenchymatické pochvy kolem cévních svazků. Vytváří husté trsy s dobře chráněnými obnovovacími meristémy a intenzivně větveným kořenovým systémem. Díky takovéto morfologické stavbě mohou úspěšně odolávat nízkým hodnotám stanovištní vlhkosti a teplotním výkyvům během dne i roku (Jeník et Ložek 1970).

Z životních forem jsou na pleších nejvíce zastoupeny hemikryptofyty (a to nejvíce trávy), dále podstatnou složku tvoří terofyty a částečně i fanerofyty. Na jaře rozkvétají také geofyty (Mannová 1994). Na základě přiřazení k jednotlivým strategiím zde převažují nevyhraněné CSR druhy. Podle vztahu k opylovačům zde převažují druhy opylované hmyzem, samosprašné nebo větroprašné (Kučera 1997).

3. 4. Otázka původu a reliktnosti stanovišť stepní vegetace (pleši)

Současný sukcesní stupeň vegetace a celkový charakter flóry je výslednicí dlouhodobého biologického vývoje druhů, s ním těsně spjatého vývoje areálů jednotlivých druhů a vývojových změn stanovišť. Mimo příznivě exponovaná místa a edaficky vhodná stanoviště v údolí Berounky a dolních úseků jejích přítoků je poměrné zastoupení xerotermů na Křivoklátsku velmi nepatrné a ojedinělé (Mladý 1952).

Otázku, zda u nás byla nebo nebyla step a jakého původu jsou dnešní stepní formace, musíme řešit v kontextu nejmladší geologické minulosti – kvartéru. Celý kvartér se vyznačuje cyklickým střídáním období teplých a studených – interglaciálů a glaciálů, které se výrazně liší nejen svými sedimenty a půdami, ale i flórou a faunou. Zatímco v teplých obdobích převládá les, stojí glaciál ve znamení otevřených formací, z nichž většina má povahu stepi, i když většinou odlišného typu než v současné době (Jeník et Ložek 1970). Jednalo se o chladnou sprašovou step, jejíž jednotlivé prvky přežívají dnes jak v podobě reliktnů na extrémních stanovištích, tak jako průvodci člověka v kulturní krajině (Ložek 2005).

Stav na sklonku pleistocénu je výchozím bodem pro veškeré úvahy o vzniku současné naší zvěřeny a květeny. V té době měly v celé střední Evropě naprostou převahu otevřené formace – stepi. Také je nutné počítat s vnitřní diferenciací stepních formací podle substrátu a reliéfu. V členitých okrscích se silným uplatněním skalního podkladu, jaké představují i Křivoklátské pleše, měly převahu prvky, které se označují jako prealpinské, popř. i dealpinské (např. *Helianthemum canum*), ty se uchovaly do současnosti jako glaciální relikty (Ložek 1971).

Během posledního zalednění většina teplomilné flóry ustoupila k jihu. Je však možné, že některé odolnější druhy přečkaly chladné období v refugiu středních nebo severozápadních Čech. Vývoj našich stepí se tedy odehrál až v holocénu, kdy flóra a fauna pronikala zpět na oteplené území (Mannová 1994).

Hlavním rysem holocénu je rychlý rozvoj lesa, který zatlačuje stepi jednak do nejsušších oblastí a jednak na místa, kde substrát a reliéf nejsou příznivé rozvoji lesa (např. skály, sutě). Les nabývá naprosté převahy, stepní druhy však nemizí (uchovávají se právě na těchto nepříznivých stanovištích), a to ani v období vlhkostního optima atlantiku (Ložek 1971). V této době se také poprvé objevuje neolitický člověk – rolník a pastevec, který osidluje řadu ještě zachovalých otevřených stepních ploch a rychle je rozšiřuje tím, že kácí les a na jeho místě zakládá svá pole a pastviny. Vzhledem k velmi extenzivnímu hospodářství

neolitiků se otevírá dostatek prostoru pro šíření stepních biocenóz z dosud zachovalých center (Jeník et Ložek 1970). Tak se například zachovala migrační cesta teplomilných druhů podél Berounky jinak lesnatým Křivoklátskem.

V historické době nastal rostoucí tlak na využití veškeré dostupné půdy (lesní pastva, odlesňování) vrcholící v 18. – 19. století. Pleše byly tehdy využívány jako zdroj píce pro dobytek i k nahodilé pastvě (Blažková 1996).

Z toho plyne, že odpovědět na otázku, zda naše stepi jsou či nejsou původní je velmi obtížné. Lidský zásah je velmi starý a odehrál se souběžně s dlouhodobými změnami klimatu a vegetačním vývojem v poledové době, takže jeho vliv lze jen stěží odlišit od vlivů přirozených (Jeník et Ložek 1970).

Křivoklátsko je považováno za oblast výskytu reliktních a přirozených společenstev ovlivněných jen minimální činností člověka, a to jak lesních, tak nelesních. Představy o vývoji vegetace Křivoklátska jsou založeny na fosilních nálezech měkkýšů (Ložek 1983), neboť pylové analýzy z oblasti chybějí. Skalnaté okrsky patří mezi nejzachovalejší stanoviště Křivoklátska vzhledem k své špatné přístupnosti a k nepatrným možnostem hospodářského využití. Kromě toho jsou tato stanoviště vývojově konzervativní, protože jsou nepřístupná lesu, a proto do určité míry zachovávají stav odpovídající obdobím s převahou otevřených formací, což umožňuje přežití některých reliktních. Pro jejich uchování mělo značný význam suché podnebí, takže se relikty mohly v malých ostrůvcích udržet i uprostřed velkých zapojených lesů pozdního klimatického optima (Ložek 1983).

Na pleších se vyskytuje řada druhů reliktního charakteru, a to především bezobratlých a rostlin. Z vyšších rostlin má vysoce reliktní charakter výskyt arкто-alpínského subatlantsko-cirkumpolárního prvku *Woodsia ilvensis* a dále několika demontánních xerofilních druhů na otevřených skalních výchozech (Kučera et Mannová 1998), např. *Luzula luzuloides*, *Thlaspi caerulescens*, *Sorbus aria* agg. (Kučera 1997). Zde se naskytá otázka, zda lze křivoklátské pleše ztotožňovat s ekosystémem skalní stepi či bychom je měli považovat za samostatný ekosystém. Z výše uvedených charakteristik vyplývá, že pleše jsou svébytným komplexem společenstev obsahujícím stepní prvky. Nejlépe vyvinuté komplexy společenstev jsou na lokalitách Velká Pleš a Týřovické skály, menší plochy a ochuzené formy pak na lokalitách Vápenný vrch, Malá Pleš atd. (Kučera et Mannová 1998).

3. 5. Historie botanického výzkumu pleší

Křivoklátsko je po botanické stránce velmi prozkoumané území, velká pozornost byla věnována především travinobylinným společenstvům, tzv. pleším. Většina prací se však věnuje studiu vegetace, květeny nebo fyto geografie.

Botanický výzkum Křivoklátska začíná až na konci 18. století, kdy na pozvání Karla Egona Fürstenberga, tehdejšího majitele křivoklátského panství, se uskutečnila první dokumentovaná botanická exkurze. Tak do Lán přijel i Tadeáš Haenke, který během svých exkurzí zaznamenal asi 300 druhů cévnatých rostlin a navštívil také „skály u Kouřímce“, kde našel *Woodsia ilvensis*. Z 60. let 19. století pochází Krejčův rukopisný seznam druhů, mj. i z okolí Skryjí a Týřovic. Na začátku minulého století uveřejnil K. Domin ve svých příspěvcích význačné nálezy ze Zbirožska (Mladý 1990).

Prvním pokusem o zachycení vegetačních poměrů pleší byla Malochova práce ze skalní stepi na Podmolu, což je starší název pro Týřovickou skálu (Maloch 1933), následovaná přehledem společenstev rakovnického okresu (Maloch 1934). Zde jsou slovně popsány rostlinné útvary svahových drovin, skalnatých břehů i stepí a vřesovišť. Pravděpodobně prvními pracemi dokládajícími fytoocenologickými snímky rozšíření teplomilné květeny na Křivoklátsku jsou práce Klikovy (Klika 1941, 1947). Dokumentuje zde vzácná reliktní společenstva, mj. s *Woodsia ilvensis*, *Saxifraga decipiens* a *Saxifraga paniculata*.

Nejvýznamnější fyto geografickou studií věnovanou Křivoklátsku je práce F. Mladého (Mladý 1952), který zde uvádí řadu údajů včetně lokalit pleší. V jeho pozdější studii (Mladý 1983) se věnuje fyto geografickým zákonitostem vegetace a květeny Křivoklátska, které byly zkoumány ve dvou rezervacích (Velká Pleš a Kohoutov), kde porovnává dvě skupiny druhů – montánní druhy a termofyta. Dále zde vymezuje složky vegetace, které se na Křivoklátsku nevyskytují, je to např. rašelinná a slatinná složka, halofytní či složka písečných podkladů, ale také kalcifytní.

Význačná je také práce Kolbekova (Kolbek 1985), ve které pojednává o neznámých nebo málo známých společenstvech přesahujících svým významem hranice Křivoklátska. Mnohé z těchto společenstev nebyly do té doby známy ani na celém území České republiky. Z pleší uvádí např. asociaci *Agrostietum coarctatae* (Velká Pleš), *Deschampsio-Callunetum* (Vysoký Tok), *Antherico-Callunetum* (Týřovická skála) a křoviny s *Cotoneaster integerrimus* (Týřovická skála). Asociace *Woodsio-Asplenietum*, která byla do té doby známa jen

z Týřovických skal, byla nově objevena i na svahu Sirské hory a u přítoku Zbizožského potoka.

Ze studovaného území existují inventarizační průzkumy a prověrky, které mají význam především z hlediska jeho ochrany. S tím často souvisí i návrhy na vytvoření nových chráněných území na Křivoklátsku, např. Velká Pleš (Rivola 1975). Na jejím území byla v roce 1972 provedena botanická inventarizace (Rivola 1972), jež byla podnětem k vytvoření státní přírodní rezervace (dále jen SPR). Slovní popis flóry a vegetace, mimo jiné i z pleší, SPR Týřov uvedla v inventarizačním průzkumu Knížetová (1975). K této práci přiložila také mapu vegetačního krytu, která zobrazuje význačnější pleše ve zkoumaném území a v textu uvádí některé fytoecologické snímky, které srovnává i se staršími pracemi. V roce 1993 a 1994 byly znovu provedeny inventarizační průzkumy území – NPR Velká Pleš a NPR Týřov (Kučera et Mannová 1993, 1994), jejichž výsledky byly porovnány s předchozími inventarizacemi. Dále je zde podán stručný přehled vegetačních poměrů, z něhož vyplývá význam komplexu pleší.

Od roku 1980 započal na území CHKO Křivoklátsko komplexní přírodovědný výzkum. Za vůdčí a prvořadé byla označena otázka přehrady na Berounce. S tím souvisel soustavný výzkum květeny i vegetace, ale také geobotanické mapování, na němž se podílela řada pracovníků geobotanického oddělení pod vedením J. Kolbeka a V. Petříčka. Výsledkem této studie jsou rozsáhlé publikace Květena a Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. V Květeně Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et al. 1999a) jsou zaneseny mapy rozšíření velkého počtu druhů cévnatých rostlin zde se vyskytujících a v následném druhém dílu (Kolbek et al. 2001a) je proveden rozbor těchto druhů a jejich přiřazení do určité skupiny podle jejich významu či ohroženosti. Ve Vegetaci Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et al. 1999b, 2001b) autor rozebírá jednotlivé typy společenstev a udává k nim příslušející fytoecologické snímky. Např. pro pleše nacházející se v NPR Týřov a NPR Velká Pleš (studované území) je zde zaznamenáno přibližně 67 snímků, bohužel s neuvedením přesné polohy.

Další významnou prací, která je výsledkem tohoto výzkumu, je Mapa potenciální přirozená vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et Moravec 1995) a k ní příslušející textová část (Kolbek et al. 1997), která zachycuje rekonstruovanou vegetaci tak, jak by vypadala bez lidských zásahů. V oblasti Křivoklátských pleší má tato mapa značný význam, jelikož většina zde mapovaných jednotek odpovídá skutečnosti, což svědčí o velké zachovalosti těchto stanovišť.

Jednou z posledních významných prací je Srovnávací studie křivoklátských pleší (Kučera et Mannová 1998), což je první souhrnné zpracování flóry a vegetace křivoklátských pleší. Bylo zpracováno 14 lokalit, které představují pouze větší a významnější pleše, a jejich floristické a vegetační poměry byly zhodnoceny v širším kontextu xerothermních společenstev středních Čech. Porovnání flóry jednotlivých lokalit je založeno na výpočtu Ellenbergových fytoindikačních čísel světla, tepla, vlhkosti, kontinentality, půdní reakce a dostupných živin, CSR životních strategií, Raunkierových životních forem, způsobu opylování a rozšiřování diaspor, podílu nepůvodních druhů a oblastí rozšíření.

Z výše uvedeného je patrné, že většina studií na Křivoklátsku byla zaměřena na studium vegetace nebo květeny, avšak neméně zajímavé je studium působení vlivu různých faktorů na druhové složení a jeho změny. Dlouhodobé změny biodiverzity byly sledovány zejména u měkkýšů (Ložek 1983) a lesa (Svoboda 1943, Kolbek 1994). Pouze jediná práce se věnuje vlivu různých faktorů (vliv turistů, muflonů a ruderalizace) na biodiverzitu stepních společenstev (Kolbek 1996). Autor zde zachytil změny vegetace za 20 let na některých lokalitách Křivoklátska a to za období 1971 – 1976 a 1994. Opakovaným fytoocenologickým snímáním týž porostů byly zjištěny změny v dominanci taxonů, taxony ve společenstvech vymizelé, ale i nově zjištěné. Největší negativní změny byly zjištěny na Týřovické skále, jejíž společenstva jsou devastována muflony a díky tomu dochází k jejich celkovému ochuzení až úplnému zničení. Společenstvo *Antherico-Callunetum* bylo zničeno a společenstva *Pulsatillo-Festucetum* a *Polytricho-Scleranthetum* jsou na ústupu.

Z toho tedy plyne, že jen málo se ví o tom, které faktory podmiňují výskyt stepních druhů na Křivoklátsku, zejména ve vztahu k velikosti a izolovanosti stanovišť a s tím související schopnosti šíření druhů a o historické struktuře krajiny ve vztahu k současnému rozšíření druhů. Z výše uvedeného textu je patrné, že se Křivoklátsko vyznačuje výskytem vysoce reliktních stanovišť stepní vegetace, tato stanoviště však tvoří mozaiku s řadou dalších bezlesých ploch. Z toho jasně vyplývá, že ne všechny pleše existují na témže místě nepřetržitě, ale že řada z nich vznikla teprve v nedávné době. To může být doloženo například porovnáním starých leteckých snímků se současnými, kde lze pozorovat změny ve velikosti, počtu a rozložení pleší v krajině. To znamená, že struktura krajiny se již v průběhu několika desetiletí natolik změnila, že je zajímavé se zabývat i tím, jak historické faktory ovlivňují výskyt stepních druhů na Křivoklátsku.

4. Metodika

4. 1. Sběr dat

4. 1. 1. Vymezení studovaných lokalit

Všechna data pocházejí z terénního výzkumu a mapových podkladů. Nejprve bylo nutné vymezit lokality, které budu považovat za pleše. K tomuto účelu mi posloužila Mapa potenciální přirozené vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek et Moravec 1995), kde díky velké zachovalosti křivoklátské přírody většina jednotek odpovídá skutečnosti. Za pleše lze považovat ty lokality, které v této mapě představují jednotky: Břeková doubrava (Sorbo-Quercetum, SQ), Kamejková doubrava (Lithospermo-Quercetum, LiQ) a Tařicová skalní společenstva (Alyso-Festucion pallentis, AF). Po terénní pochůzce jsem zjistila, že většinu takto vymapovaných jednotek mohu považovat za zájmové lokality, avšak dále se ukázalo, že v této mapě nejsou zaneseny menší lokality, které svým charakterem odpovídají definici pleší. Za zájmové lokality proto považuji všechny otevřené plochy nebo plochy s pokryvností stromového patra menší než 30%, které se vyznačují mělkou půdou a všemi charakteristikami uvedenými v kapitole o pleších. Jsou to lokality, které by byly v rámci mapování pro soustavu Natura 2000 mapovány jako jednotky T3.1, T4.1, T5.5, T8.1.B, S1.2, S1.3, S2.B na základě Katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2001).

4. 1. 2. Terénní sběr dat

Na takto vymezených lokalitách jsem vytvářela celé druhové soupisy. Zcela náhodným způsobem jsem prošla několikrát každou lokalitu všemi směry, tak abych nevynechala žádný prostor a zaznamenala všechny druhy, které zde rostou. Prozatím jsem vymapovala a zaznamenala druhové složení na 11 lokalitách nacházejících se na svahu Vysokého vrchu směrem od zříceniny Týřov k vrcholu, což představuje jen malý zlomek z celkového výskytu pleší v tomto území. Pro účely diplomové práce předpokládám, že zvýším počet lokalit asi na 80 (tj. odhadovaný počet lokalit, které by se mohly v tomto území vyskytovat). Celkem bylo zaznamenáno 193 druhů. Názvosloví je převzato z Kubát et al. (2002). Jelikož z časových důvodů byly provedeny druhové soupisy opakovaně na jaře a v létě pouze na pěti lokalitách, byly jarní druhy z následných analýz vyloučeny a analýzy

provedeny na všech 11 lokalitách pouze s druhy, které zde bylo možné nalézt v létě. V budoucnu plánuji navštěvovat všechny lokality dvakrát ročně, abych tak zaznamenala jarní a letní aspekt.

Během terénního výzkumu se ukázalo, že některé druhy rostou nejen na pleších, ale i v okolním lese. Byly to např. *Alliaria officinalis*, *Antriscus sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Campanula trachelium*, *Hieracium sylvatica*. Vzhledem k tomu, že uvažuji o pleších jako o místech s vegetací výrazně odlišnou od vegetace okolních lesů, budu tyto lesní druhy z analýz v budoucnu vylučovat. Seznam lesních druhů však zatím není úplný a pro účely zde prezentovaných analýz jsem proto používala všechny druhy.

Na každé lokalitě jsem měřila souřadnice zeměpisné polohy pomocí GPS, které následně posloužily k zakreslení lokalit do GIS a k vypočtení parametrů prostředí – plocha, vzdálenost mezi lokalitami a z toho jejich izolovanost. Po propojení s modelem terénu (digitální mapy vrstevnic poskytla Správa CHKO Křivoklátsko) byl vypočten sklon, orientace a potenciální přímá radiace (viz. níže). Pro korekci potenciální přímé radiace bude v budoucnu měřena, pomocí sklonoměru, výška horizontu nad rovinou, jelikož je každá lokalita obklopená lesem a stín od okolních stromů ovlivňuje osluněnost dané lokality. Vliv zastíněnosti bude měřen pro každou lokalitu v osmi směrech. Dále jsem zaznamenávala informace o charakteru dané pleše, především o zastoupení skály (viz. tab.1).

Uvažovala jsem také o vlivu geologického podloží na druhové složení, avšak na základě geologických map (Český geologický ústav 1997) jsem zjistila, že ačkoliv Křivoklátsko jako takové vykazuje značnou geologickou pestrost, cílové lokality se nachází převážně na jednom typu podloží (andezity) a jen místy vystupují ještě dacity. Z tohoto důvodu se vlivem geologických poměrů nebudu dále zabývat.

pleš číslo	charakter pleši
1	skála, volné kameny
2	skalka, mělká půda (suchý trávník)
3	60% skála, 40% mělká půda (suchý trávník)
4	30% skála, 70% mělká půda (suchý trávník)
5	suchý trávník (podloží - malé uvolněné kameny), 10% vystupuje skála
6	skála
7	hlubší půda, připomíná více les než ostatní pleše
8	hlubší půda, připomíná více les než ostatní pleše
9	skalka, suchý trávník (skála převažuje)
10	místy hlubší půda, kamenité podloží, ale porostlé (i plevelnými dr.), občas vystupuje skála
11	hlubší půda, asi dost dusíku, malá skalka

Tab. 1: Charakter dosud studovaných pleší

4. 1. 3. Využití historických dat

Dále se předpokládá zjišťování vlivu historických faktorů na počet druhů a druhové složení, tzn. jak stará je lokalita, co na ní bylo v minulosti (les/pleš), jak byly tyto lokality propojené v minulosti. K zodpovězení této otázky se předpokládalo využívání informací ze starých map a leteckých snímků. Zde však nastal problém, jelikož po prozkoumání starých map (SMO z padesátých (1951 - 1953) a osmdesátých (1980 - 1985) let 20. století poskytnuté Ústředním archivem Českého ústavu zeměměřičského a katastrálního) jsem zjistila, že na žádné z těchto map není zanesena jakákoliv informace o výskytu bezlesí, ačkoliv by se dalo předpokládat, že tam jistě nějaké bylo. Jedinou dostupnou informací je zaznamenání výskytu skal ve studovaném území na mapách z 80. let. Lze předpokládat, že na výskyt skal bude vázán i výskyt pleší. Tato informace však není dostačující a proto tyto materiály nelze použít.

Další možností, jak získat tyto informace, je využití starých leteckých snímků, které mi byly poskytnuty Správou CHKO Křivoklátsko. Jedná se o snímky z roku 1938, 1987, 2000 a 2002, ze kterých je patrné, že rozmístění bezlesí zhruba odpovídá dnešnímu, ale je možné zachytit i nějaké rozdíly, především ve velikosti a počtu bezlesých ploch. Zpracování těchto dat se bude provádět zdigitalizováním poloh všech bezlesí v různých dobách a překrytím jednotlivých mapových vrstev. Následně půjde spočítat plocha bezlesí v různých obdobích a jejich překryv. Z toho se bude dát zjistit, jak se změnilo rozložení bezlesí a zda se vyskytovalo na dnešních, tedy cílových lokalitách vždy či tam někdy nebylo. Takto získaná data budou propojena se současným počtem druhů a druhovým složením.

Nevýhodou pro takové zpracování je nutnost zrektifikovat všechny snímky, se kterými se bude pracovat, jelikož jsou jednak pořizované z různé výšky a hlavně proto, že bod, který se nacházel přímo pod objektivem fotografu je zachycen na snímku jinak než okrajové body (díky kulatosti Země) a důležitou roli hraje i geomorfologie. Dále bude nutné převést snímky do souřadného systému, aby mohly být pomocí GIS vypočítávány různé charakteristiky lokalit. Zpracování těchto dat jsem zatím nestihla a proto zde nemohu ukazovat žádné výsledky.

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

V posledních několika desetiletích došlo k zavlečení ruderálních druhů na nepůvodní místa, tedy i na pleše, a proto je zajímavé se podívat, jak závisí jejich výskyt na

charakteristice konkrétní lokality. Pro zjišťování závislosti výskytu ruderálních druhů na charakteristice dané pleše budou stanoveny určité typy společenstev, které budou pro danou pleš označovány jako původní/typické na základě Chytrý et Tichý (2003). Všechny ostatní druhy, které nebudou patřit do žádného z těchto společenstev, tedy druhy nehodící se svým výskytem na takovéto lokality, budou označeny jako druhy ruderální. Druhy lesní budou odfiltrovány již předem (viz. výše). Na studovaných lokalitách již byly nalezeny některé ruderální druhy jako např. *Polygonum aviculare*, *Papaver dubium*, *Triticum estivum*, *Senecio viscosus*, *Urtica dioica*, což dokládá, že i přes velkou zachovalost původních společenstev je studované území ovlivněno vnějšími vlivy a má tedy význam se touto problematikou zabývat. Dále se pro tento účel budou využívat inventarizační průzkumy NPR Týřov a Velká Pleš (1975 a 1972, 1994 a 1993), na základě nichž bude možné stanovit, které druhy přibyly oproti minulosti a u nich se pak zabývat tím, zda tyto druhy lze považovat za ruderální. Nelze stanovovat, které druhy ubyly, jelikož inventarizační průzkumy zachycují i druhy nevyskytující se na pleších. Dalším studovaným parametrem bude hodnocení druhů na základě jejich přiřazení k určitému typu strategie (CSR strategie). K hodnocení druhů budou využívány také informace z databáze vlastností druhů (Leda trait database). Ani tato data nebyla zatím zpracována, proto zde nemohu prezentovat výsledky.

Další možným rozšířením do diplomové práce by bylo využití starých fytoocenologických snímků, které existují ze studovaného území z let 1971 – 1976 a 1994 a které jsou publikované ve Vegetaci CHKO a BR Křivoklátsko (Kolbek et al. 2001b). Je zde zaznamenáno 67 snímků vytvořených ve studované oblasti na pleších, avšak bez uvedení přesné lokalizace. Dále existují snímky z roku 1994 od Kučery a Mannové (1998) (15 + 17 snímků), které byly zaznamenány jen z větších pleší a opět bez udání přesné polohy. Na základě srovnání těchto snímků s nově vytvořenými (bylo by mým úkolem) by bylo stanoveno, jak se změnilo celé spektrum stepních druhů ve studované oblasti za tuto dobu. Tedy by se dalo stanovit, které druhy rostly spolu a dnes už tomu tak není, nebo naopak, které druhy se spolu dříve nevyskytovaly a nyní spolu rostou. Časem se uvidí, zda se budu zabývat i touto problematikou.

4. 2. Zpracování dat

Práce byla napsána v programu Microsoft Word, tabulky a některé grafy jsou vypracovány v programu Microsoft Excel. Pro výpočet parametrů prostředí - plocha, vzdálenost, izolovanost, výpočet sklonů a orientace – byl použit program ArcGIS (verze 9.1). Statistické zpracování dat bylo provedeno v prostředí programů S plus (jednorozměrné analýzy) a CANOCO for Windows 4.5 (mnohorozměrné analýzy). Matice podobnosti druhového složení byla vypočtena v programu Statistica.

4. 2. 1. Výpočet parametrů prostředí

Nejprve bylo nutné zanést souřadnice zeměpisné polohy (zjištěné pomocí GPS) v programu ArcGIS do mapy. K tomuto účelu jsem použila ortofotomapy 1:10 000 cílového území (poskytl Zeměměřičský úřad). Souřadnice jsem převedla do decimální podoby v programu Microsoft Excel a poté naimportovala do ArcGIS. Dále bylo potřeba transformovat data ze systému WGS 1984 do S-JTSK Křovák. Data se následně zobrazila jako rohy lokalit na ortofotech. Tyto body jsem spojila pomocí editace do polygonů, které představují jednotlivé lokality. Poté byly spočteny plochy jednotlivých lokalit pomocí příkazu *calculating for polygons* a zadáním příkazu *Calculate values* v atributové tabulce. Vypočtené plochy byly použity při mnohorozměrných i jednorozměrných analýzách.

Pro výpočet sklonu a orientace bylo nutné naimportovat do programu ArcGIS ještě digitální mapy vrstevnic, které byly převedeny do rastru pomocí funkce *Topo to raster* a vytvořen tak digitální výškový model terénu. Velikost buněk, pro které byly hodnoty počítány, jsem zvolila 10 m, jelikož cílové lokality jsou poměrně malé. Poté jsem zadala příkaz pro výpočet sklonu a orientace. Z vypočtených hodnot sklonu jsem použila medián, minimum a maximum pro další zpracování – výpočet potenciální přímé radiace i vlastní mnohorozměrnou analýzu.

Výpočet relativních hodnot potenciální přímé radiace na stanovišti byl vypočten v příslušném programu (web 1). Program počítá sumu kosinů úhlů slunečních paprsků a dané plochy po celý den po čtvrt hodině. Pro každé stanoviště vypočte (v tomto pořadí) hodnotu pro 21. prosinec, 21. leden, 21. únor, 21. březen, 21. duben 21. květen a 21. červen. Krom sklonu plochy může brát v úvahu zaclonění horizontu dalšími předměty, k tomu potřebuje údaje o výšce horizontu v osmi kardinálních bodech. Mezi těmito body provádí lineární

interpolaci (tj. hledá kružnice na nebeské báni spojující tyto body) (web 1). Z tohoto důvodu budou v budoucnu měřeny výšky horizontu nad rovinou na všech lokalitách.

V programu ArcGIS byly dále vypočteny souřadnice středů každé lokality, které následně posloužily pro výpočet matice párových vzdáleností v programu Microsoft Excel. Jelikož byla na začátku data transformována do systému S-JTSK Křovák, souřadnice středů jsou vyjádřeny v metrech a výpočet párových vzdáleností mezi lokalitami mohl být proveden pomocí Pythagorovy věty.

Tyto párové vzdálenosti mezi lokalitami a plocha daných lokalit byly použity pro výpočet izolovanosti. Pro účely této práce je izolovanost definována jako suma podílu velikosti lokality a druhé mocniny její vzdálenosti od všech ostatních lokalit a nabývá stejných hodnot pro všechny druhy, nezávisle na přítomnosti či nepřítomnosti druhu na lokalitě. Izolovanost je arbitrární číslo, které udává jak velké a vzdálené lokality má kolem sebe každá lokalita. Je to vlastně „hmota“ okolních lokalit vážená vzdáleností. Čím je hodnota izolovanosti nižší, lokalita je více izolovaná (Tremlová-Blažková 2005). Pro výpočet byl použit následující vzorec:

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

I_i = izolovanost lokality i

i = lokalita, pro níž vypočítáváme izolovanost

j = ostatní lokality

n = počet všech lokalit

S_i = plocha lokality i (m^2)

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

V budoucnu provedu ošetření okrajovou zónou, abych tak zohlednila lokality nacházející se na okraji studovaného území. Nyní mám vymapovaných prozatím jen 11 lokalit a je tedy zřejmé, že v jejich blízkosti se budou nacházet další lokality, nevím však jak jsou velké ani kolik jich tam je, proto okrajovou zónu zatím nepoužívám.

4. 2. 2. Statistické zpracování dat

4. 2. 2. 1. Druhové složení a podobnost lokalit

Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a lokalitami jsem použila unimodální nepřímou mnohorozměrnou analýzu DCA (graf 1, 2). Tuto techniku jsem zvolila proto, že analyzuji data typu absence/prezence. Nejprve bylo nutné data naimportovat do programu CANOCO for Windows pomocí WCanoImp. V položce *Options* jsem označila nabídku, že jsou dostupná pouze data o druzích, abych tak mohla analyzovat pouze rozložení druhů a rozložení lokalit. Zvolila jsem techniku DCA a zatrhla položku pro snížení váhy vzácných druhů, protože unimodální techniky jsou na to citlivé. Po provedení analýzy jsem získala hodnoty, které ukazují, kolik procent celkové variability je vysvětleno pomocí 1. a 2. ordinační osy. Pomocí CanoDraw jsem si nechala vytvořit graf (scatter plot) nejprve pro druhy a poté pro lokality.

V případě grafu druhů (graf 1) bylo nutné snížit počet druhů zvýšením rozsahu váhy druhů z důvodu zvýšení přehlednosti a orientace v grafu. Jako vhodný počet se ukázalo asi 36 druhů, jelikož je to dostatečné množství k ukázání závislosti a graf je přitom přehledný. Tento počet jsem pak dodržovala i ve všech ostatních grafech, kde bylo zapotřebí snížit počet druhů.

V případě grafu lokalit jsem provedla ještě další úpravy. Ve výsledcích proto uvádím tento graf až v reklasifikované podobě (graf 2). Do programu CANOCO for Windows jsem naimportovala ještě dodatečná data o prostředí – zastoupení skály (skála/hlubší půda). Po vytvoření grafu jsem provedla klasifikaci lokalit podle těchto dat dodatečné proměnné – zastoupení skály. V grafu se tak rozlišily lokality s hlubší a mělkou půdou.

Pro zjištění korelace mezi vzdáleností jednotlivých lokalit od sebe a podobností druhového složení jsem použila Mantelův test, který vypočítá korelaci mezi těmito dvěma maticemi a následně provede permutační test, kde vypočítává náhodné korelační koeficienty po mnohonásobném promíchávání řádků a sloupců matic. Pro moje data předpokládám pozitivní korelaci obou matic, tzn. čím dál jsou lokality od sebe, tím se více liší ve druhovém složení a proto jsem provedla jednostranný test. Na základě pozice skutečné hodnoty korelačního koeficientu v seznamu korelačních koeficientů náhodně vypočtených byla určena p-hodnota. Tato analýza byla provedena v PopTools. V příloze (2) uvádím matici párových vzdáleností a matici vzdálenosti druhového složení.

4. 2. 2. 2. Potenciální přímá radiace lokalit

Jelikož vypočtením potenciální přímé radiace lokalit z mediánu, minima a maxima sklonů a orientací (viz. příloha 3) vzniklo velké množství hodnot, bylo nutné z nich vybrat jen ty důležité. K tomu mi posloužily následující analýzy.

Do lineární nepřímé mnohorozměrné analýzy (PCA) vstupovaly nejprve jednotlivé měsíce jako proměnné prostředí (tzn. bylo zadáno, že jsou dostupná pouze data o druzích, kde druhy znamenaly jednotlivé měsíce). Tabulka hodnot potenciální přímé radiace byla proto seřazena tak, že všechny hodnoty radiace byly pro každou lokalitu řazeny do řádku a to tak, že nejprve zde byly všechny hodnoty vypočtené z mediánu pro jednotlivé měsíce, potom z minima a následně z maxima. Nejprve jsem uvažovala vliv osluněnosti vypočtený ze všech tří typů hodnot, tedy mediánu, minima a maxima sklonů a orientací (graf 3) a poté pro každý typ samostatně (např. pro medián graf 4). Tyto analýzy umožnily zjistit, které měsíce spolu nejsou korelované, tzn. že jsou na sobě nezávislé a nejvíce vypovídají o charakteru osluněnosti daných lokalit. Ostatní měsíce nebudou dále uvažovány.

Ke zjištění vztahů mezi třemi typy hodnot potenciální přímé radiace lokalit, vypočtené z mediánů, minima a maxima sklonů a orientací byly zvoleny jako data o druzích jednotlivé měsíce a dodatečná data o prostředí jednotlivé lokality (graf 5). Proto byla tabulka hodnot radiace řazena jinak, než v předchozím případě, a tudíž hodnoty radiací vypočtené z mediánu, minima a maxima byly umístěny pod sebou. Po provedení klasifikace všech hodnot osluněnosti podle lokalit se tak rozliší 11 kategorií, které obsahují vždy jednu hodnotu vypočtenou z mediánu, minima a maxima. Když jsou tyto tři hodnoty určité lokality blízko sebe, potom mají všechny vypočtené hodnoty osluněnosti přibližně stejnou váhu a stačí uvažovat pouze jednu hodnotu, nejčastěji medián. Když naopak se tyto hodnoty významně liší ve svém rozmístění, má cenu uvažovat o všech hodnotách osluněnosti pro danou lokalitu zvlášť. Tzn., že sluneční poměry se na takových lokalitách výrazně liší na různých stanovištích, což do značné míry může ovlivnit i výskyt druhů.

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

Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a parametry prostředí (skála/hlubší půda, plocha lokalit, jejich izolovanost a sklon terénu) jsem použila unimodální přímou mnohorozměrnou analýzu CCA (graf 6, 7). Provedla jsem analýzu jen pro data o druzích a prostředí.

Zkoumala jsem samotný vliv parametrů prostředí (zastoupení skály – skála/hlubší půda, plocha lokalit (log plocha), sklon a izolovanost lokalit), a to každé zvlášť, na druhové složení. Ještě před započítáním analýzy bylo nutné přepočítat hodnoty plochy lokalit do logaritmické škály (log plocha), jelikož se plocha desáté lokality jevila jako odlehlá (desátá lokalita je oproti ostatním lokalitám mnohem větší). Analýza, v níž proměnná prostředí byla sklon terénu, byla provedena s využitím hodnot mediánu, minima a maxima, jelikož tyto extrémy mohou poskytovat specifické podmínky pro růst různých druhů. Pomocí CanoDraw jsem si nechala vytvořit graf (biplot) pro druhy a prostředí. Opět bylo nutné snížit počet druhů vystupujících v grafu. Tentokrát však pomocí zvýšení rozsahu váhy pro druhy a navíc i zvýšením rozsahu přimykání se druhů k této závislosti, protože mě zajímaly druhy, které jsou více dominantní a současně ty, které vysvětlí více sledovanou závislost. V případě parametru prostředí – zastoupení skály bylo ještě nutné změnit způsob vyjádření tohoto parametru v grafu ze šipky na bod, jelikož proměnná zastoupení skály je nominální veličina. Pro ostatní parametry byly šipky ponechány, protože jsou to spojité veličiny. Šipka ukazuje směr, kterým přibývají druhy vyskytující se na větších, více izolovaných nebo prudších lokalitách.

Přidání kovariát do analýzy by ukázalo, kolik procent celkové variability by bylo vysvětleno pomocí jednoho parametru prostředí po odečtení vlivu dalších parametrů prostředí. Tuto metodu jsem však nemohla použít, jelikož mám zatím málo dat.

4. 2. 2. 4. Počet druhů a parametry prostředí

Pro vyjádření závislosti počtu druhů na různých parametrech prostředí – ploše, zastoupení skály, izolovanosti lokalit a jejich sklonu jsem použila zobecněné lineární modely s typem sumy čtverců tří, což poskytne čistý efekt každého faktoru po odečtení vlivu všech ostatních (graf 8). Tuto analýzu jsem provedla v prostředí statistického programu S plus. Nejprve jsem uvažovala závislost počtu druhů na ploše (log plocha) a poté závislost počtu druhů na ploše a zastoupení skály (log plocha + skála). Stejným postupem byla provedena také analýza závislosti počtu druhů jen na izolovanosti a poté na ploše a izolovanosti lokalit (log plocha + izolovanost). Navíc jsem ještě rozdělila hodnoty izolovanosti lokalit podle její míry do tří kategorií – hodně, středně a málo izolované a opět jsem odečetla vliv plochy dané lokality. Závislost počtu druhů na sklonu dané lokality byla provedena s využitím hodnot mediánu, minima a maxima sklonu, jelikož se může vyskytovat různý počet druhů na různém sklonu terénu. Graf této závislosti byl vypracován v programu Microsoft Excel.

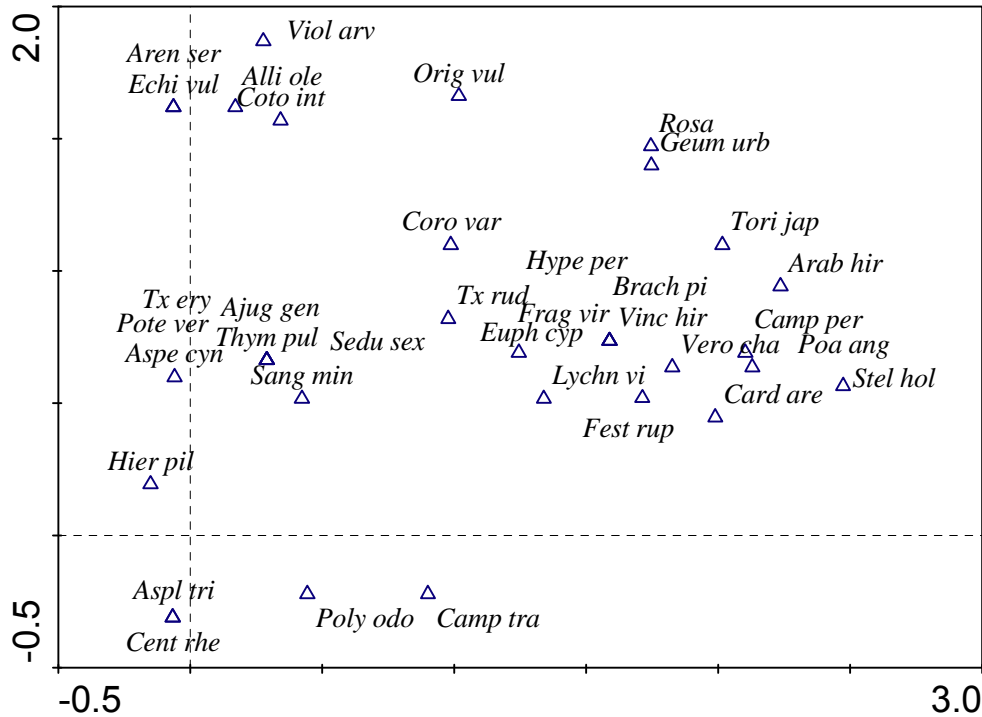
5. Výsledky

Na začátku bych chtěla předeslat, že jelikož na práci teprve začínám, mám k dispozici pouze 11 lokalit a proto tyto analýzy budou sloužit pouze jako orientační, nikoliv k učinění jakýchkoliv obecných závěrů o studovaném problému. Cílem analýz je tedy zejména ukázat, jak budu zpracovávat data v budoucnu.

5. 1. Druhové složení a podobnost lokalit

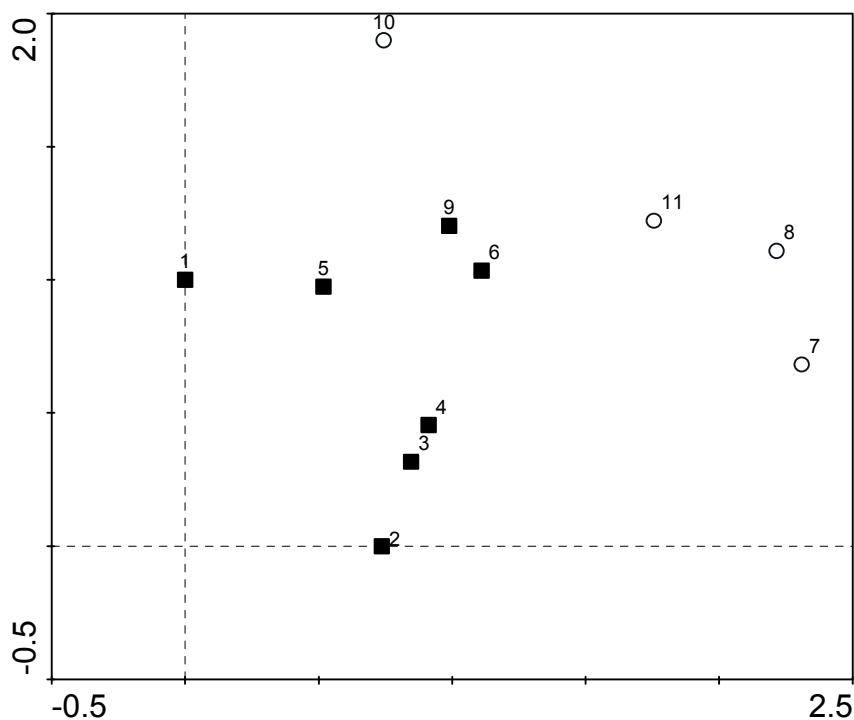
Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a lokalitami jsem použila unimodální nepřímou mnohorozměrnou analýzu DCA (graf 1, 2). Tuto techniku jsem zvolila proto, že analyzuji data typu absence/prezence.

Z grafu 1 vyplývá, že hlavní gradient je hloubka půdy. Druhy, které se vyskytují v levé části představují druhy skalek (např. *Arenaria serpyllifolia*, *Allium oleraceum*, *Cotoneaster integerrimus*, *Asperula cynanchica*, *Sedum sexangulare*), zatímco druhy v pravé části vyžadují hlubší půdy, tedy lokality, které se vyskytují na méně strmých svazích a dovolí tak výskyt více náročným, popř. více lesním druhům (např. *Torilis japonica*, *Hypericum perforatum*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Lychnis viscaria*). Některé druhy nejsou náročné na charakter substrátu a vyskytují se jak na mělčí, tak hlubší půdě (*Origanum vulgare*, *Polygonatum odoratum*, *Taraxacum sc. ruderalia*). 1. osa vysvětlila 18,2% celkové variability a 2. osa vysvětlila 13,3% celkové variability.



Graf 1: Vztah mezi studovanými druhy a jejich rozložením. 1. osa vysvětluje 18,2% variability a 2. osa vysvětluje 13,3% variability.

Graf 2 popisuje rozložení lokalit a jejich vztah podle charakteru dané pleše (viz. tab. 1). Z tohoto grafu vyplývá, že typy lokalit, na nichž převažuje skála nebo se jedná o skalku či suchý trávník s mělkou půdou mají k sobě blíže. Jedná se o lokality 1 – 6 a 9. Největší podobnost vykazují lokality 2, 3, 4, což jsou malé pleše s podobným druhovým složením. Dále podobný charakter mají i lokality 5 a 9 a blízko k sobě mají i lokality 6 a 9, avšak na základě jejich charakteristik se poněkud liší. Lokalita 6 totiž představuje téměř ze 100% skálu, zatímco na lokalitě 9 se vyskytuje i suchý trávník ve vrcholové části. Lokality s hlubší půdou jsou umístěny více v pravé části grafu a jedná se o lokality 7, 8, 10, 11, přičemž lokalita 10 se jeví jako odlehlá, což je dané tím, že tato lokalita má odlišný charakter a tedy i odlišné druhové složení oproti ostatním zmíněným lokalitám označených jako ty s hlubší půdou. To může být dané např. tím, že lokalita 10 je mnohem větší než všechny ostatní lokality a vyznačuje se i poměrně velkými stanovištními rozdíly. Celkově zde sice převládá hlubší půda, ale zejména po okrajích zde vystupují i skály spadající k Berounce.



Graf 2: Vztah mezi studovanými lokalitami a jejich rozložením. Plné čtverečky představují lokality s mělkou půdou, prázdná kolečka lokality s hlubší půdou.

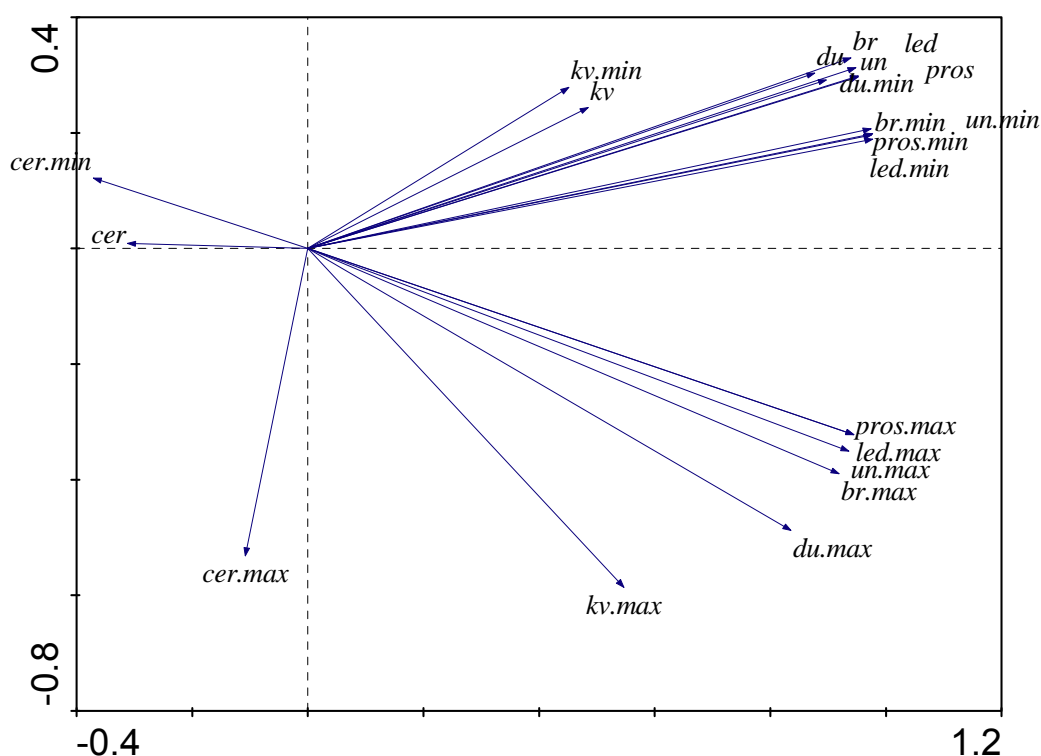
Na základě Mantelova testu bylo stanoveno, že hodnota korelačního koeficientu popisující korelaci mezi maticí párových vzdáleností lokalit a maticí podobnosti druhového složení je rovna 0,462. Dosažená hladina testu je $p = 0,015$, tzn. že v 1,5% případů by výsledky náhodné kombinace dat dopadly lépe než je tomu ve skutečnosti. Z toho vyplývá, že lokality, které jsou od sebe více vzdálené, se také více liší ve druhovém složení a tato pozitivní korelace je vysoce signifikantní.

5. 2. Potenciální přímá radiace lokalit

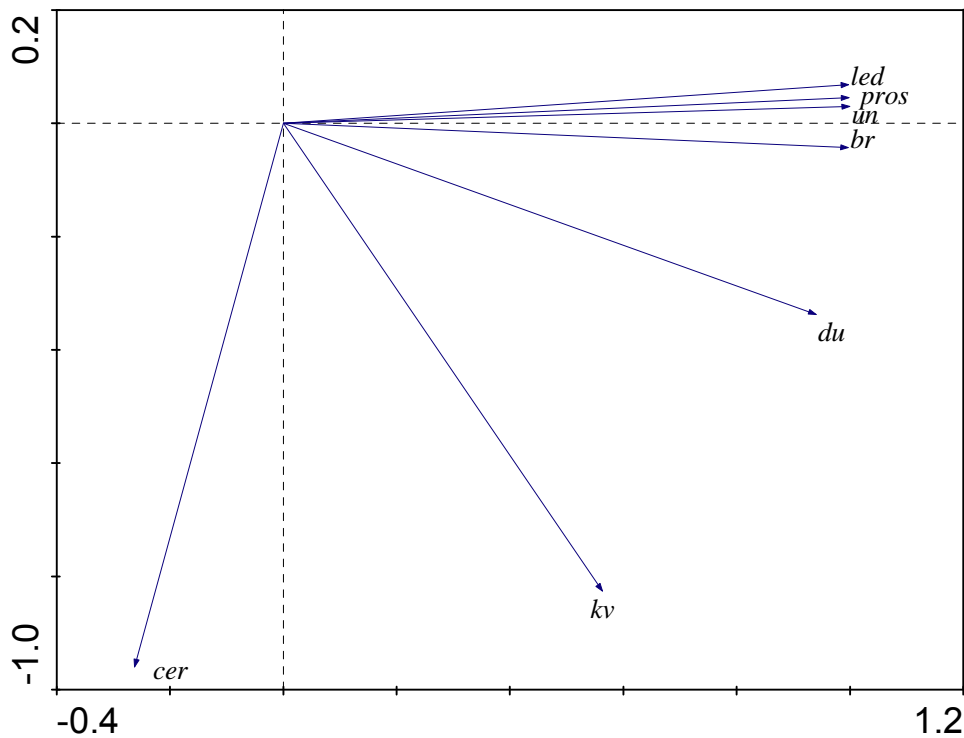
Vypočtené hodnoty potenciální přímé radiace lokalit (viz. příloha 3) byly statisticky zpracovány pomocí lineární nepřímé mnohorozměrné analýzy PCA (graf 3, 4, 5).

Graf 3 ukazuje vztah mezi hodnotami potenciální přímé radiace v jednotlivých měsících (od prosince do června) vypočtených z hodnot mediánu, minima a maxima sklonu a orientace, tedy pro každý měsíc jsou zde tři hodnoty. Z tohoto grafu vyplývá, že měsíce, které spolu nejsou korelované a tedy nezávisle vypovídají o osluněnosti lokalit, jsou červen a prosinec/leden a to jak pro hodnoty vypočítané z mediánů, tak minima a maxima sklonů a

orientací. Dále je zajímavé, že ve všech měsících nejsou spolu korelované hodnoty osluněnosti na minimálních a maximálních sklonech a orientacích, tzn. že tyto hodnoty jsou na sobě nezávislé a mohou tak podmiňovat růst odlišných druhů. 1. osa vysvětlila 86,9% celkové variability a 2. osa 9,7% celkové variability. Jelikož je tento graf (3) uvažující všechny hodnoty příliš složitý, uvádím ještě graf (4) založený pouze na hodnotách radiace vypočtených z mediánu sklonu a orientace. Zde se podařilo vysvětlit variability poněkud více. 1. osa vysvětlila 96,4% variability a 2. osa 3,5% variability.

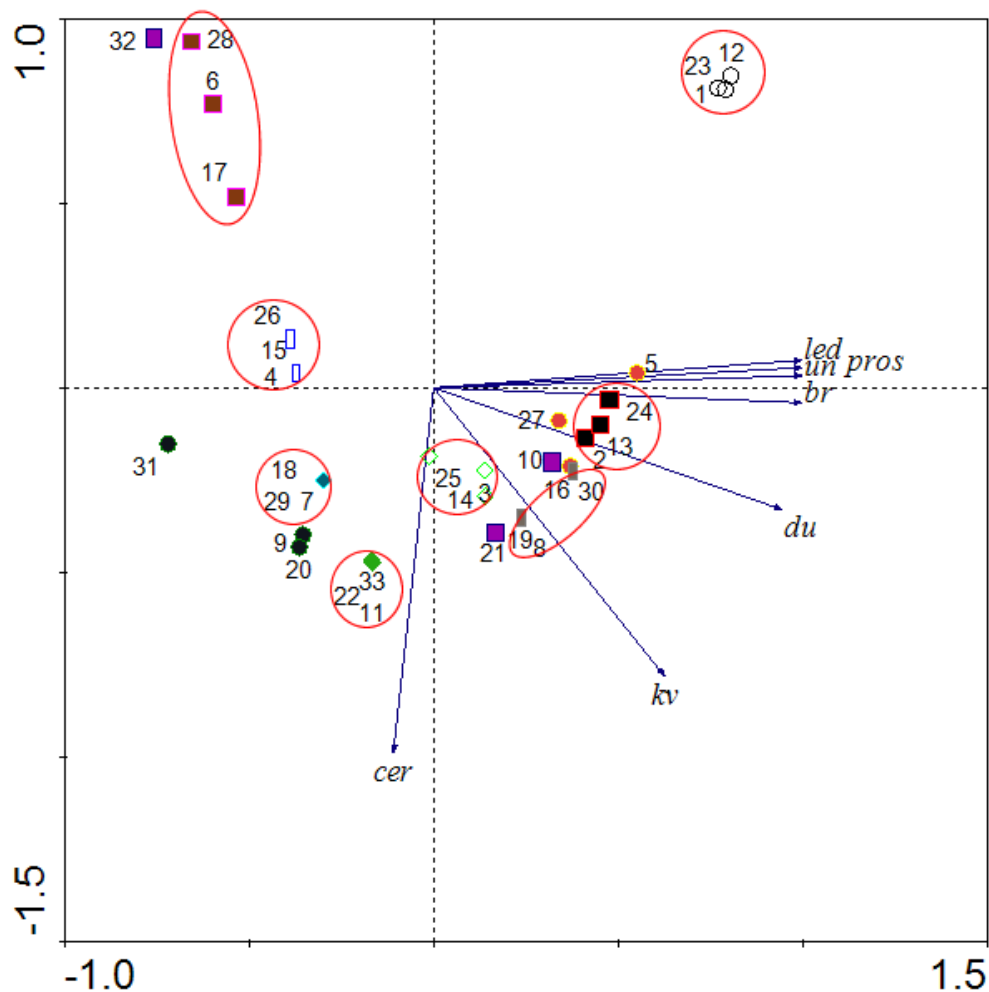


Graf 3: Vztah mezi hodnotami potenciální přímé radiace v jednotlivých měsících (od prosince do června) vypočtených z hodnot mediánu, minima a maxima sklonu a orientace. 1. osa vysvětlila 86,9% variability a 2. osa 9,7% variability.



Graf 4: Vztah mezi hodnotami potenciální přímé radiace v jednotlivých měsících (od prosince do června) vypočtených z hodnot mediánu sklonu a orientace. 1. osa vysvětlila 96,4% variability a 2. osa 3,5% variability.

Z grafu 5 je patrné, že hodnoty potenciální přímé radiace vypočtené z mediánů, minima a maxima sklonů a orientací jsou u většiny lokalit blízko sebe a tedy stačí pracovat pouze s jednou hodnotou – vypočtenou z mediánů. U některých lokalit, především u 10. a částečně i 9. lokality (lokality 9 je v grafu označena hodnotami 9, 20, 31 a lokality 10 hodnotami 10, 21, 32) se však tyto hodnoty značně liší, přičemž největší rozdíl je patrný u lokality 10, která má oproti ostatním lokalitám mnohem větší plochu a tak se zde značně projeví stanovištní rozdíly v osluněnosti. Větší rozdíl je zde pozorovatelný mezi mediánem a maximem, spíše než mezi mediánem a minimem. To lze vysvětlit tím, že tato lokalita má charakter sklonu a orientace blížící se více minimálním hodnotám, maximální hodnoty sklonů a orientací jsou na této lokalitě spíše po okrajích než v její hlavní části. V těchto případech má význam pracovat se všemi třemi hodnotami potenciální přímé radiace. 1. osa vysvětlila 96,2% variability a 2. osa vysvětlila 3,6% variability.



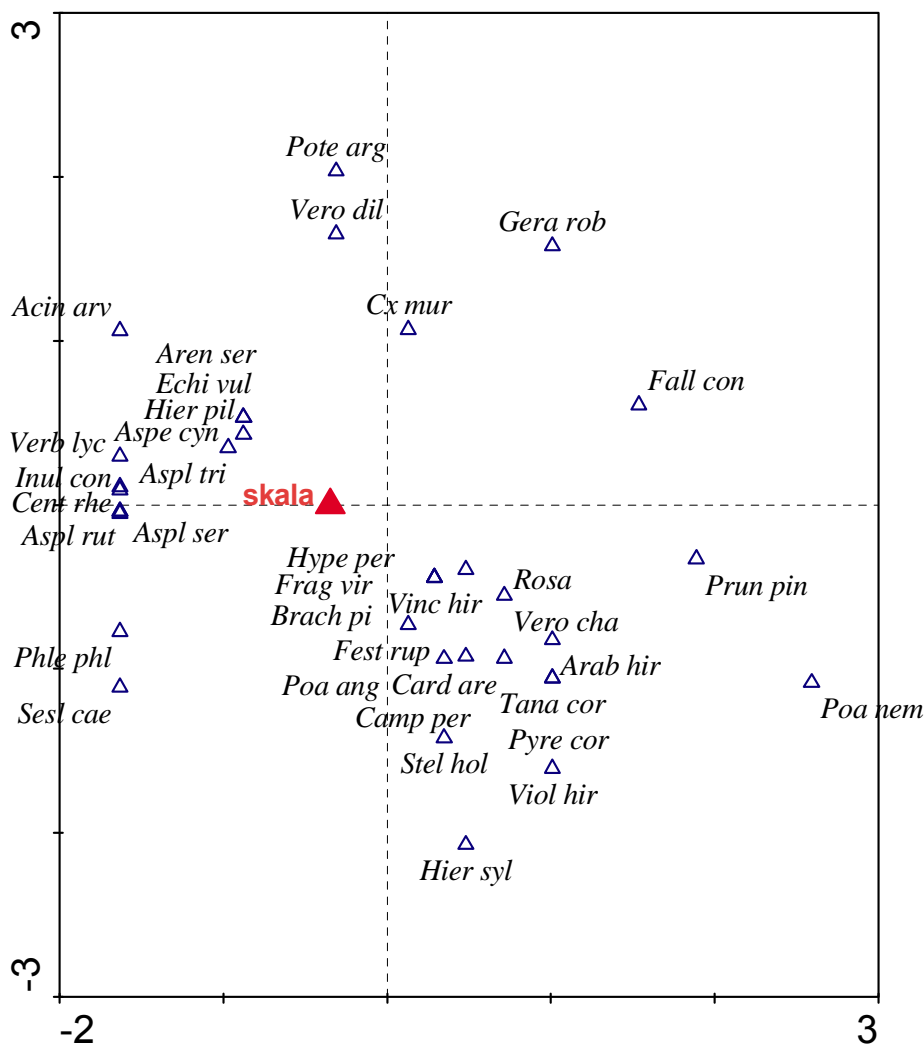
Graf 5: Vztah mezi hodnotami potenciální přímé radiace vypočtené z mediánu, minima a maxima sklonů a orientací (v tomto pořadí) rozlišené podle příslušnosti k téže lokalitě (např. 1, 12, 23 přísluší k lokalitě 1). 1. osa vysvětlila 96,2% variability a 2. osa vysvětlila 3,6% variability.

5. 3. Druhové složení a parametry prostředí

Ke zjištění vztahů mezi studovanými druhy a parametry prostředí (skála/hlubší půda, plocha lokalit, jejich izolovanost a sklon) jsem použila unimodální přímou mnohorozměrnou analýzu CCA (graf 6, 7).

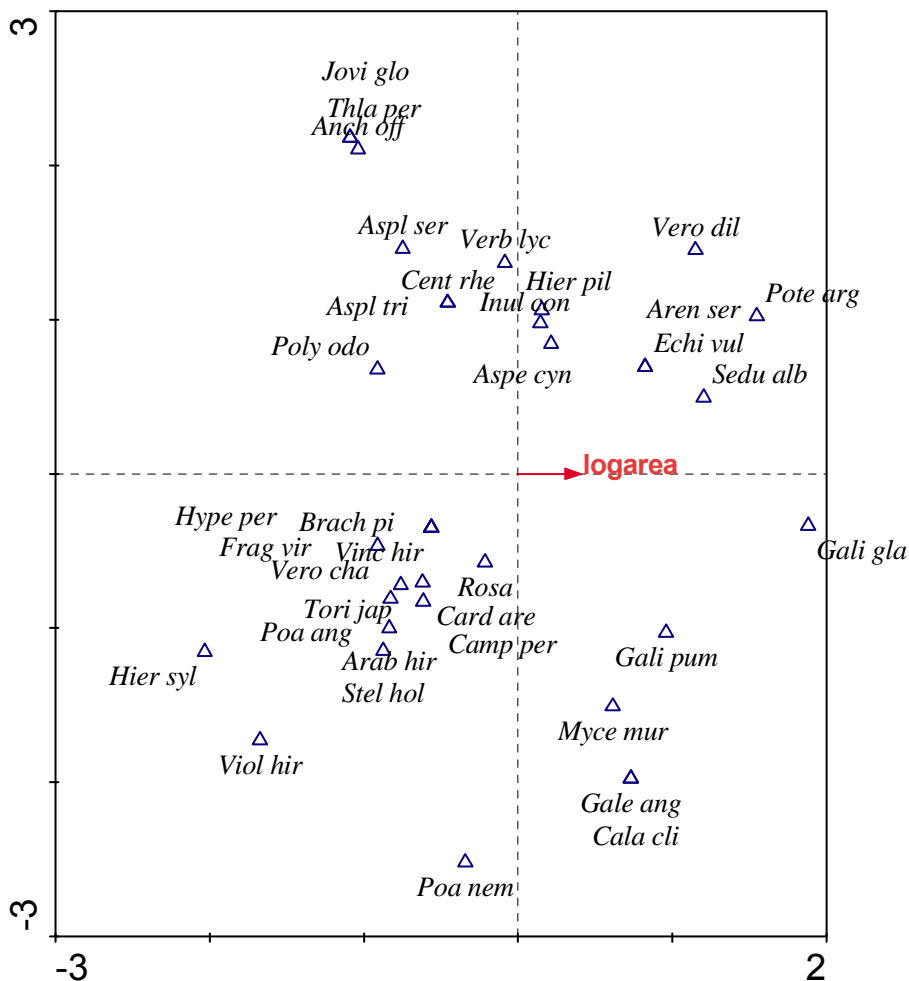
Z grafu 6 vyplývá, že druhy jako např. *Asplenium serpentrionale*, *A. trichomanes*, *A. ruta – muraria*, *Asperula cynanchica*, *Echium vulgare*, *Arenaria serpyllifolia* jsou druhy vázané na skalní podloží, resp. mělké půdy, zatímco druhy např. *Campanula persicifolia*, *Poa angustifolia*, *Prunus pinosa*, *Veronica chamaedris*, *Poa nemoralis* rostu výhradně na hlubších půdách, které se nachází buď na okraji dané lokality nebo na lokalitách charakterizovaných hlubší půdou. Druhy, které se nachází v grafu mezi těmito dvěma kategoriemi

neupřednostňují ani jeden typ podloží. Jedná se např. o *Fallopia convolvulus*, *Geranium robertianum*, *Carex muricata*, *Veronica dilenii*. Při použití této analýzy vyšla $F = 1,496$ a $p = 0,008$, tedy je závislost výskytu druhů na přítomnosti skály vysoce průkazná při hladině testu 5%. 1. osa vysvětlila 14,2%, tzn. tolik % celkové variability je vysvětleno přítomností či nepřítomností skalního podloží. Tato hodnota se jeví jako malá, avšak když si uvědomíme, že maximum variability dat, které lze vysvětlit jednou ordinační osou, je 18,2%, potom přítomnost či nepřítomnost skály vysvětlí 78,02% této variability, což je poměrně hodně.



Graf 6: Závislost výskytu druhů na přítomnosti skály. $F = 1,597$, $p = 0,014$. 1. osa vysvětlila 14,34% celkové variability, což je 78,02% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené 1 ordinační osou.

Graf 7 udává závislost výskytu druhů na velikosti plochy lokality (zlogaritmováno). Z toho vyplývá, že druhy jako např. *Galium glaucum*, *Sedum album*, *Echium vulgare*, *Arenaria serpyllifolia*, *Potentilla argentea* jsou druhy větších otevřených ploch, zatímco druhy jako např. *Hypericum perforatum*, *Vinetoxicum hirundinaria*, *Veronica chamaedris*, *Viola hirta*, *Hieracium sylvatica* se vyskytují na menších plochách a představují druhy vázané na menší a méně otevřené lokality, které mají svým charakterem blíže k lesu. Zde je možné, že tyto lokality mají kratší dobu trvání nebo naopak postupnou sukcesí zarůstají více lesními prvky. Při použití analýzy s daty o druzích a prostředí vyšla $F = 1,468$ a $p = 0,02$, tedy je závislost výskytu druhů na velikosti plochy lokality vysoce průkazná při hladině testu 5%. 1. osa vysvětlila 14%, tzn. tolik % celkové variability je vysvětleno velikostí plochy lokality. To činí po srovnání s výsledky analýzy DCA (1. osa) a následném přepočtení 76,92% variability, kterou je možné maximálně vysvětlit jednou ordinační osou.



Graf 7: Závislost výskytu druhů na velikosti plochy lokality (logarea). $F = 1,572$, $p = 0,012$. 1. osa vysvětlila 14,076% celkové variability, což je 76,92% maximální možné vysvětlitelné variability vysvětlené 1 ordinační osou.

Dále mě zajímalo, jak závisí druhové složení na izolovanosti dané lokality. Tato závislost však vyšla vysoce nesignifikantní ($F = 0,959$, $p = 0,506$). To příkláním malému počtu pozorování a také, že všechny studované lokality se nachází v poměrně malém území, kde vzdálenosti mezi jednotlivými lokalitami nejsou příliš velké, čili rozsah vypočtených hodnot izolovanosti je také poměrně malý.

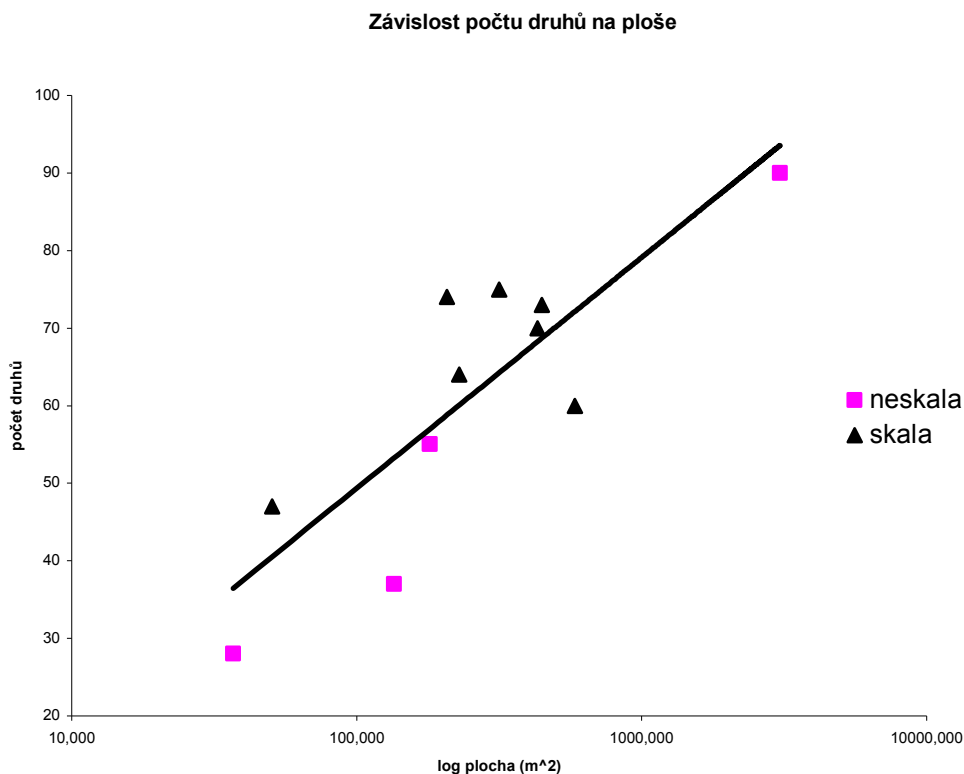
Závislost výskytu druhů na sklonu terénu vyšla také nesignifikantní na hladině 5% a to pro všechny typy hodnot sklonu, tedy medián, minimum a maximum. $F = 1,25$, $p = 0,096$ při použití mediánu sklonu, $F = 1,301$, $p = 0,068$ pro minimální sklon a $F = 1,301$, $p = 0,07$ pro maximální sklon lokality. Pravděpodobně i tento výsledek je ovlivněn malým počtem pozorování.

5. 4. Počet druhů a parametry prostředí

Pro vyjádření závislosti počtu druhů na různých parametrech prostředí – ploše, zastoupení skály, izolovanosti lokalit a jejich sklonu jsem použila zobecněné lineární modely s typem sumy čtverců tři, což poskytne čistý efekt každého faktoru po odečtení vlivu všech ostatních.

Z grafu 8 vyplývá, že čím je větší plocha lokality, tím se zde nachází více druhů. Druhů s plochou (log plocha) přibývá lineárně. V případě, že uvažuji pouze závislost počtu druhů na ploše, je tato závislost vysoce průkazná ($F_{1,9} = 23,429$ a $p < 0,001$).

Když uvažuji navíc ještě parametr přítomnost skály (skála = mělká půda, neskála = hlubší půda), je patrné, že lokality s mělkou půdou mají relativně více druhů úměrně pro danou velikost plochy. Statistika pro model závislosti počtu druhů na ploše (log plocha) a typu podloží (skála) je pro log plocha rovna $F_{1,9} = 32,549$, $p < 0,001$ a pro skálu $F_{1,9} = 5,115$, $p = 0,0536$. Závislost počtu druhů na ploše je vysoce průkazná, ale závislost počtu druhů na typu podloží je na hranici signifikace, což příkládám malému počtu pozorování a také hrubému dělení zastoupení skály - ano/ne (viz. graf 8). Z této analýzy plyne, že přítomnost skály/skalky zvyšuje druhové bohatství, ale jen v případě, že se nejedná pouze o skálu, což dokládá lokalita 6 (jediná lokalita označená jako skála, která se v grafu nachází pod přímkou). Zde pravděpodobně panují drsnější podmínky, hlavně málo živin a špatná možnost uchycení se kořeny, což snižuje druhové bohatství. Naopak skalky a suché trávníky mají sice mělkou půdu, ale poskytují zcela specifické podmínky podporující výskyt řady různých druhů.



Graf 8: Závislost počtu druhů na ploše a typu podloží. $F_{1,9} = 32,549$, $p < 0,001$ pro log plocha a $F_{1,9} = 5,115$, $p = 0,0536$ pro skálu.

Závislost počtu druhů na izolovanosti dané lokality nebyla statisticky prokázána a to jak pro samotný vliv izolovanosti ($F_{1,9} = 3,1007$, $p = 0,112$), tak po odečtení vlivu velikosti lokality ($F_{1,9} = 0,0837$, $p = 0,78$ pro izolovanost). Tato závislost nebyla prokázána ani při rozdělení lokalit podle míry jejich izolovanosti na tři kategorie ($F_{1,2,7} = 2,36$, $p = 0,164$). Předpokladem tohoto testu bylo prokázat, že lokality, které jsou více izolované, tedy mají nižší hodnotu izolovanosti, jsou i druhově chudší. Na takto malém území, jako je prozatím vymapovaná oblast, významnou roli v určování počtu druhů hraje především velikost lokalit. Důležité je, že lokality, které jsou menší, jsou zpravidla ty, které jsou i více izolované než větší lokality a proto mají méně druhů.

Dále jsem chtěla vědět, jak závisí počet druhů na sklonu příslušné lokality, a to jak na hodnotách mediánu, tak minima a maxima sklonu, jelikož počet druhů může být do značné míry ovlivněn těmito extrémny. Z analýz vyplývá, že žádná z těchto závislostí není průkazná: $F_{1,9} = 1,2$, $p = 0,302$ pro medián, $F_{1,9} = 0,0677$, $p = 0,8$ pro minimum a $F_{1,9} = 2,0035$, $p = 0,191$ pro maximum.

6. Shrnutí výsledků

Výsledky, které zde prezentuji se vztahují k první kladené otázce, tedy jak závisí počet druhů a druhové složení na současné charakteristice dané pleše, zejména na její velikosti, izolovanosti a stanovištních podmínkách (zastoupení skály, sklon, orientace, potenciální přímá radiace lokalit). Podstatou je ukázat, které z těchto faktorů jsou nejvíce zodpovědné za současný výskyt druhů na studovaných lokalitách. Výsledky jsou však pouze orientační z důvodu malého počtu dat.

Hlavním gradientem určujícím druhové složení, ale i druhovou bohatost studovaných lokalit je zastoupení skály na dané lokalitě a s tím související hloubka půdy. To umožňuje rozlišit druhy, které jsou vázané svým výskytem na skály či skalky, a druhy vyžadující spíše hlubší půdy. Tato druhá kategorie může zahrnovat i některé lesní druhy, jelikož nebyly ještě vyloučeny ze seznamu zaznamenaných druhů.

Studované lokality jsem rozdělila na dvě kategorie podle zastoupení skály – ano, ne. Toto rozdělení se ukázalo být nedostačující, jelikož do kategorie „skála“ tak spadají jak lokality, které mají charakter suchého trávníku, na němž vystupuje jen místy skalka, tak lokality na nichž skála převažuje. To se pak projevilo výrazným rozdílem v počtu druhů na takovýchto lokalitách (viz. graf 8). Do kategorie „neskála“ spadají lokality, na nichž se skála víceméně nevyskytuje. Problém byl se zařazením lokality 10, která má výrazně větší plochu a v důsledku toho se zde projevuje i větší stanovištní diverzita. To znamená, že ačkoliv byla tato lokalita zařazena do druhé kategorie a její hlavní část se opravdu vyznačuje spíše hlubší půdou, v okrajové části této lokality vystupují i skály spadající k řece. V budoucnu proto budu na každé lokalitě odhadovat procentuální zastoupení skály. Zajímavým výsledkem nicméně je, že počet druhů na všech lokalitách označených jako „neskála“ byl vždy nižší, než na lokalitách se zastoupením skály úměrně pro danou velikost plochy, až na jednu výjimku, což je právě ta lokalita, na níž je zastoupena téměř jen skála.

Neméně důležitým faktorem, určujícím jak počet druhů, tak druhové složení, je velikost dané lokality. Zde platí, že s rostoucí velikostí plochy (log plocha) roste i počet druhů, což je v souladu s mnohonásobně ověřeným pozitivním vztahem „species-area relationship“ (Boecklen 1986, Kohn et Walsh 1994, Ricklefs et Lovette 1999, Ney-Nifle et Mangel 2000, Pyšek et al. 2002, Peintinger et al. 2003, Turner et Tjorve 2005). S rostoucí plochou lokality se však mění i výskyt jednotlivých druhů. To je dané tím, že některé druhy

vyžadují velkou otevřenou plochu, to jsou zpravidla skalní druhy, zatímco jiné upřednostňují menší a méně otevřené lokality, které se mohou svým charakterem více blížit lesu.

Závislost druhového složení a počtu druhů na dalších parametrech, kterými jsou izolovanost lokalit a jejich sklon, se mi nepodařilo statisticky prokázat. Hlavním důvodem je nedostatek pozorování, malá rozloha území, kde byl doposud výzkum proveden, díky čemuž je i rozsah vypočtených hodnot izolovanosti poměrně malý a pravděpodobně i malé rozdíly ve sklonu terénu na jednotlivých lokalitách, což může být dané tím, že většina lokalit se nachází na svahu jednoho vrchu (Vysoký vrch).

Na druhou stranu je velice zajímavé, že mezi podobností druhového složení a vzdáleností lokalit je poměrně vysoce signifikantní pozitivní vztah, z něhož plyne, že čím jsou lokality více vzdálené, tím se více liší ve svém druhovém složení.

Dalším studovaným parametrem je potenciální přímá radiace lokalit. Analýzy (PCA) zde prezentované jsou prozatím jen pomocné a umožnily mi vybrat měsíce, které nezávisle vypovídají o osluněnosti lokalit. Jsou to červen a prosinec/leden. V zimních měsících bylo obtížné vybrat ten správný, jelikož hodnoty potenciální přímé radiace v těchto měsících jsou téměř totožné. Další analýza (PCA) mi umožnila zjistit, že u většiny lokalit, až na jednu výjimku (lokalita 10), je zcela postačující využívat pouze hodnotu potenciální přímé radiace vypočtenou z mediánu sklonu a orientace lokalit.



Obrázek 4: Jedna ze studovaných lokalit nacházející se na svahu Vysokého vrchu.

7. Závěr

Závěrem této práce je nutné říci, že ačkoliv je Křivoklátsko považováno za velice prozkoumané území, většina botanických prací se věnuje především studiu vegetace, květeny nebo fyto geografie. Zatímco o faktorech podmiňujících výskyt a dynamiku stepních druhů v krajině Křivoklátska, a to především ve vztahu ke stupni fragmentace konkrétní krajiny v současnosti, ale i k historické struktuře krajiny, se ví stále jen velice málo. Přitom právě takové faktory mohou být důležité pro přežívání často i poměrně vzácných druhů ve stále se měnící krajině.

Mnohé studie naznačují, že některé lokality nacházející se v Křivoklátské krajině hostí relikty z minulých dob. Takové lokality se pak nutně vyskytují na stejném místě nepřetržitě po staletí, zatímco jiné vznikly teprve v nedávné době a ještě jiné naopak v minulosti zanikly. To znamená, že současná krajina je tvořena mozaikou bezlesých ploch, jejíž struktura se v průběhu času mění. V současné době však převažuje tendence ke zmenšování jednotlivých lokalit, což vede až k jejich zániku, a důsledkem toho se tyto lokality stávají od sebe více vzdálené. Výskyt druhů v takto fragmentované krajině se pak stává závislý na jejich schopnostech přežít i tam, kde se podmínky zhoršují, a zejména pak na jejich schopnostech šířit se jinam. Z toho tedy plyne, že výskyt stepních druhů v dynamicky se měnící krajině je dán jak současnými, tak historickými faktory, a je tedy zajímavé se zabývat vlivem obou.

Cílem navazující diplomové práce proto bude zejména zjistit, které faktory jsou nejvíce zodpovědné za výskyt stepních druhů v jinak lesnaté krajině Křivoklátska (ve vztahu k současné i minulé struktuře krajiny). Na základě toho pak zhodnotit relativní význam těchto faktorů z různých období pro diverzitu druhů a určit, jak se změnilo spektrum druhového složení i výskyt jednotlivých druhů v nedávné minulosti.

Podle předběžných výsledků, získaných zatím jen z malého počtu dat, se zdá být současné rozšíření stepních druhů na Křivoklátsku nejvíce ovlivněno velikostí dané lokality a jejím charakterem ve smyslu zastoupení skály. Zajímavé je také to, že přítomnost skály/skalky na dané lokalitě zvyšuje druhové bohatství, ale jen v případě, že se nejedná pouze o skálu.

8. Seznam literatury

- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. (1997): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Blažková D. (1996): Změny vegetace České krajiny v nedávné minulosti. *Muzeum a současnost, Ser. Natur., Roztoky* 10: 51 – 57.
- Boecklen W. J. (1986): Effect of Habitat Heterogeneity on the Species-Area Relationships of Forest Birds. *Journal of Biogeography* 13: 59 – 68.
- Bruun H. H. (2000): Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape. *Ecography* 23: 641–650.
- Bruun H. H., Fritzboeger B., Rindel P. O., Hansen U. L. (2001): Plant species richness in grasslands: the relative importance of contemporary environment and land-use history since Iron Age. *Ecography* 24: 569–578.
- Cousins S. A. O., Eriksson O. (2001): Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil. *Ecography* 24: 461–469.
- Cousins S. A. O., Eriksson O. (2002): The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecology* 17: 517–529.
- Český geologický ústav (1997): *Chráněná krajinná oblast a Biosférická rezervace Křivoklátsko: geologická a přírodovědná mapa, 1: 50 000*.
- Demek J., Balatka B., Sládek J., Loučková J. (1965): *Geomorfologie Českých zemí*. Praha.
- Donohue K., Foster D.R., Motzkin G. (2000): Effects of past and the present on species distribution: land-use history and demography of wintergreen. *Journal of Ecology* 88: 303–316.
- Durdík T. (2001): *Hrad Týřov*. Praha.
- Ehrlén J., Eriksson O. (2000): Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667–1674.
- Eriksson O. (1996): Regional dynamics of plants: a review of evidences for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.
- 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.
- Hanski I. (1998): Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41 – 49.

- Honnay O., Verheyen K., Bossuyt B., Hermy M. (2004): Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation. CABI Publishing. Trowbridge.
- Hůla P., Štěpánek P. (1996): Biosférická rezervace Křivoklátsko. Empora. Praha.
- Husová M. (1990): Přirozená vegetace Křivoklátska a faktory určující její rozmístění v krajině. – In: Rivola M. (ed.) (1990): Současný stav a cíle botanického výzkumu CHKO Křivoklátsko, p. 35 - 47. Praha.
- Chytrý M., Kučera T., Kočí M. (eds.) (2001): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.
- Chytrý M., Tichý L. (2003): Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision. Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biologia 108: 1 – 231.
- Jacquemyn H., Butaye J. et Hermy M. (2001): Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. Journal of Biogeography 28: 801–812.
- Jeník J., Ložek V. (1970): Stepi v Čechách? Vesmír, Praha 49: 113 – 119.
- Klika J. (1941): Rostlinosociologická studie křivoklátských lesů. Věst. Král. Čes. Společ. Nauk, Cl. Math. – Natur., Praha 1941/3: 1 – 46.
- Klika J. (1947): Příspěvek k rozšíření teplomilné květeny na Křivoklátsku. Příroda, Brno 39: 75 – 77.
- Knížetová L. (1975): Vegetační poměry státní přírodní rezervace Týřov. Bohemia centralis, Praha 4:151 – 162.
- Kohn D. D., Walsh D. M. (1994): Plant Species Richness: The Effect of Island Size and Habitat Diversity. The Journal of Ecology 82: 367 – 377.
- Kolbek J. (1985): Málo známá rostlinná společenstva Chráněné krajinné oblasti Křivoklátsko. Preslia, Praha 57: 151 – 169.
- Kolbek J. (1994): Biomonitoring v lesních společenstvech Křivoklátska. Příroda, Praha 1: 207 – 219.
- Kolbek J. (1996): Změny vegetace po 20 letech na některých lokalitách Křivoklátska. Příroda, Praha 5: 85 – 102.
- Kolbek J., Blažková D., Břízová E., Ložek V., Rybníčková E., Rybníček K., Rydlo J. (1999b): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Botanický ústav AV ČR. Praha.

- Kolbek J., Blažková D., Husová M., Moravec J., Neuhäuslová Z., Sádlo J. (1997):
Potenciální přirozená vegetace Biosférické rezervace Křivoklátsko. Academia.
Praha.
- Kolbek J., Mladý F., Brabec E., Hroudová Z., Kučera T., Vítková M. (2001a): Květena
Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 2. Rozbor a
syntéza. Academia. Praha.
- Kolbek J., Mladý F., Petříček V., Brabec E., Hroudová Z., Vítková M. (1999a): Květena
Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko: 1. Mapa rozšíření
cévnatých rostlin. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Botanický ústav AV
ČR. Praha.
- Kolbek J., Moravec J. (eds.) (1995): Mapa potenciální přirozené vegetace Biosférické
rezervace Křivoklátsko. Botanický ústav AV ČR. Průhonice.
- Kolbek J., Neuhäuslová Z., Sádlo J., Dostálek J., Havlíček P., Husáková J., Kučera T.,
Kropáč Z., Lecjaksová S. (2001b): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a
Biosférické rezervace Křivoklátsko: 2. Společenstva skal, strání, sutí primitivních
půd, vřesovišť, termofilních lemů a synantropní vegetace. Academia. Praha.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. (2002): Klíč ke
květeně ČR. Academia. Praha.
- Kučera T. (1997): Vliv reliéfu na diverzitu vegetace. Dizertační práce. Ms. Depon in Knih.
Kat. Bot. PřF UK Praha.
- Kučera T., Mannová V. (1993): NPR Velká Pleš: Geobotanický inventarizační průzkum.
Správa CHKO Křivoklátsko. Zbečno.
- Kučera T., Mannová V. (1994): NPR Týřov: Geobotanický inventarizační průzkum. Správa
CHKO Křivoklátsko. Zbečno.
- Kučera T., Mannová V. (1998): Srovnávací studie křivoklátských pleší. Sborn. Západočes.
Muz., Příroda, Plzeň 97: 1 – 48.
- Ložek V. (1971): K otázce stepí ve střední Evropě. Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha 6: 226 – 232.
- Ložek V. (1983): Současný stav přírodního prostředí Křivoklátska podle výpovědi
malakofauny. Bohemia centralis, Praha 12: 91 – 113.
- Ložek V. (1988): Říční fenomén a přehradý. Vesmír, Praha 67: 318 – 326.
- Ložek V. (2005): Biodiverzita a geodiverzita. Ochrana přírody 60/7: 195 – 200.
- Mac-Arthur R. H., Wilson E. O. (1963): An equilibrium theory of insular biogeography.
Evolution 17: 373 – 387.

- Mac-Arthur R. H., Wilson E. O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. New Jersey.
- Maloch F. (1933): Skalní step na Podmolu u Týřovic. Věda Přír., Praha 14: 279.
- Maloch F. (1934): Rostlinné útvary a společenstva rakovnického okresu. Věstn. Mus. Spolku Král. Města Rakovníka 24: 18 – 64.
- Mannová V. (1994): Srovnávací studie křivoklátských pleší. Diplomová práce. Ms. Depon in Knih. Kat. Bot. PřF UK Praha.
- Mladý F. (1952): Studie o květeně Rakovnicka a její vztahy a členění vzhledem k územím sousedním. Diplomová práce. Ms. Depon in Knih. Kat. Bot. PřF UK Praha.
- Mladý F. (1983): Fytogeografické zákonitosti květeny a vegetace Chráněné krajinné oblasti Křivoklátsko. Bohemia centralis, Praha 12: 35 – 89.
- Mladý F. (1990): Fytogeografický výzkum CHKO Křivoklátsko. – In: Rivola M. (ed.) (1990): Současný stav a cíle botanického výzkumu CHKO Křivoklátsko, p. 30 – 32. Praha.
- Moucha P., Černá K., Tučková P., Štěpánek P., Hůla P. (2003): Plán péče NPR Týřov. Správa CHKO Křivoklátsko. Zbečno.
- Ney-Nifle M., Mangel M (2000): Habitat Loss and Changes in the Species-Area Relationships. Conservation Biology 14: 893 – 898.
- Ozinga W. A., Schaminée J. H. J., Bekker R. M., Bonn S., Poschlod P., Tackenberg O., Bakker J., Groenendael J. M. (2005): Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. Oikos 108: 555 – 561.
- Peintinger M., Bergamini A., Schmid B. (2003): Species-area relationships and nestedness of four taxonomic groups in fragmented wetlands. Basic Applied Ecology 4: 385 – 394.
- Petříček., Kolbek J. (1990): Reprezentativní síť chráněných území sociokoregionu Křivoklátská vrchovina. – In: Rivola M. (ed.) (1990): Současný stav a cíle botanického výzkumu CHKO Křivoklátsko, p. 138 – 159. Praha.
- Pivničková M. (1997): Stepní formace a jejich ochrana. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.
- Pyšek P., Kučera T., Jarošík V. (2002): Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. Global Ecology and Biogeography 11: 279 – 289.

- Ricklefs R. E., Lovette I. J. (1999): The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean fauna groups. *Journal of Animal Ecology* 68: 1142 – 1160.
- Rivola M. (1972): Botanická inventarizace SPR Velká Pleš. Středisko státní památkové péče a ochrany přírody Středočeského kraje.
- Rivola M. (1975): Některé nové návrhy chráněných území na Křivoklátsku. *Bohemia centralis*, Praha 4: 52 – 63.
- Saunders D. A., Hobbs R. J., Margules Ch. R. (1991): Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5: 18 – 32.
- Soons M. B. (2003): Habitat fragmentation and connectivity: Spatial and temporal characteristics of the colonization process in plants. All right reserved.
- Svoboda P. (1943): Křivoklátské lesy, dějiny jejich dřevin a porostů. *Studia Bot. Čech.*, Praha 6: 1 – 228.
- Tremlová-Blažková (2005): Vliv vlastností druhů a prostorové struktury krajiny na současné rozšíření druhů suchých trávníků. Diplomová práce. Ms. Depon. in *Knih. Kat. Bot. PřF UK*. Praha.
- Turner W. R., Tjorve E. (2005): Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* 28: 721 – 730.
- web 1: http://botany.natur.cuni.cz/zip/pot_rad.zip

9. Přílohy

Příloha 1: Seznam zaznamenaných druhů na jednotlivých lokalitách včetně jejich zkratk.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Acinos arvensis	Acin arv	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
Agrostis capillaris	Agro cap	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Achillea millefolium (s.str.)	Achi mill	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
Ajuga genevensis	Ajug gen	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Alliaria officinalis	Alli off	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Allium oleraceum	Alli ole	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1
Allium montanum	Alli mon	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Anchusa officinalis	Anch off	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Antemisia tinctoria	Ante tin	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthriscum ramosum	Anth ram	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Antriscus sylvestris	Antr syl	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arabis hirsuta	Arab hir	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1
Arenaria serpyllifolia	Aren ser	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Artemisia absinthium	Arte abs	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asperula cynanchica	Aspe cyn	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Asperula tinctoria	Aspe tin	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium ruta muraria	Aspl rut	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0
Asplenium serpentrionale	Aspl ser	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
Asplenium trichomanes	Aspl tri	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
Astragalus glycyphyllos	Astr gly	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Balota nigra	Balo nig	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Betonica officinalis	Beto off	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Brachypodium pinatum	Brach pin	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Brachypodium sylvaticum	Brach syl	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Bromus cf. sterilis	Brom	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Bupleurum falcatum	Bupl fal	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
Calamintha clinopodium	Cala cli	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
Campanula persicifolia	Camp per	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Campanula rotundifolia	Camp rot	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Campanula trachelium	Camp tra	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0
Cardamine impatiens	Card imp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Cardaminopsis arenosa	Card are	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
Cardaminopsis petraea	Card pet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Carduus acanthoides	Car aca	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
Carduus nutans	Car nut	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Carex caryophylla	Cx car	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Carex digitata	Cx dig	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex leporina (ovalis)	Cx lep	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Carex muricata	Cx mur	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
Carex praecox	Cx pra	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Centaurea rhenana	Cent rhe	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
Centaurea scabiosa	Cent sca	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Cerastium arvense	Cera arv	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
Cerastium brachypetalum	Cera bra	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
Cerinthe minor	Ceri min	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Convolvulus arvensis	Conv arv	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Cornus mas	Corn mas	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Coronilla varia	Coro var	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Cotoneaster integerrimus	Coto int	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Cruciata laevipes	Cruc lae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cynoglossum officinale	Cyno off	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Dactylis polygama	Dact pol	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Dianthus carthusianorum	Dian car	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Digitalis grandiflora	Digi gra	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1
Echium vulgare	Echi vul	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Erodium cicutarium	Erod cic	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Euphorbia cyparissias	Euph cyp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Fallopia convovulus	Fall con	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
Festuca glauca (pallens)	Fest gla	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca ovina	Fest ovi	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
Festuca rubra	Fest rub	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
Festuca rupicola	Fest rup	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Fragaria viridis	Frag vir	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Fragaria moschata	Frag mos	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
Galeobdolon luteum	Gale lut	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galeopsis angustifolia	Gale ang	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
Galium album	Gali alb	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Galium aparine	Gali apa	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium glaucum	Gali gla	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
Galium odoratum	Gali odo	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Galium pumilum	Gali pum	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
Galium rotundifolium	Gali rot	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Galium verum	Gali ver	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Galium wirtgenii	Gali wir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Genista tinctoria	Geni tin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Geranium dissectum (columbium)	Gera dis	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
Geranium molle	Gera mol	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geranium pusillum	Gera pus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geranium pyrenaicum	Gera pyr	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geranium robertianum	Gera rob	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Geum urbanum	Geum urb	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Glechoma hederacea	Glech hed	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Hedera helix	Hede hel	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Helianthemum grandiflorum	Heli gra	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hepatica nobilis	Hepa nob	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
Hieracium cymosum	Hier cym	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Hieracium pilosella	Hier pil	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0
Hieracium sylvatica	Hier syl	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
Hippocrepis comosa	Hipp com	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hypericum montanum	Hype mon	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Hypericum perforatum	Hype per	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Impatiens parviflora	Impa par	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Inula conyza	Inul con	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0
Jovibarba globifera	Jovi glo	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Juncus conglomeratus	Junc con	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Lamium amplexicaule	Lami amp	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Lamium purpureum	Lami pur	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Lilium martagon	Lili mar	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Linaria vulgaris	Lina vul	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0

Lotus corniculatus	Lotu cor	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Luzula campestris	Luzu cam	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Luzula luzuloides	Luzu luz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Lychnis viscaria	Lychn vis	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1
Lysimachia numularia	Lysi num	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Medicago falcata	Medi fal	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Melica natans	Meli nat	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Melica picta	Meli pic	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Melica transsilvanica	Meli tra	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0
Melilotus officinalis	Melil off	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melissa officinalis	Melis off	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mycelis muralis	Myce mur	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
Myosotis arvensis	Myos arv	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Myosotis sylvatica	Myos syl	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Omphalodes scorpioides	Omph sco	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Onopordum acanthium	Onop aca	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Origanum vulgare	Orig vul	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
Papaver dubium agg.	Papa dub	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Phleum phleoides	Phle phl	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
Pimpinella saxifraga	Pimp sax	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Plantago media	Plan med	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poa angustifolia	Poa ang	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Poa compressa	Poa com	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Poa nemoralis	Poa nem	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
Poa subcaerulea	Poa sub	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Polygonatum odoratum	Poly odo	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
Polygonum aviculare	Poly avi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Potentilla arenaria	Pote are	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Potentilla argentea	Pote arg	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Potentilla montana	Pote mon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Potentilla verna	Pote ver	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Primula veris	Prim ver	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Prunus pinosa	Prun pin	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
Pyrethrum corymbosum	Pyre cor	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1
Ranunculus bulbosus	Ranu bul	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Rosa sp.	Rosa	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Rubus sp.	Rubus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosa	Rume ace	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosella	Rume acl	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Salvia officinalis	Salv off	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Sanguisorba minor	Sang min	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Scleranthus perennis	Scle per	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
Sedum acre	Sedu acr	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Sedum album	Sedu alb	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
Sedum maximum	Sedu max	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
Sedum sexangulare	Sedu sex	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Senecio viscosus	Sene vis	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
Seseli annuum	Sese ann	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Seseli osseum	Sese oss	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sesleria caerulea	Sesl cae	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
Setaria viridis	Seta vir	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Solidago virgaurea	Soli vir	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Sonchus arvensis	Sonch arv	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Sorbus aria	Sorb ari	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria holostea	Stel hol	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Tanacetum corymbosum	Tana cor	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1
Taraxacum sc. erythrosperma	Tx ery	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Taraxacum sc. ruderalia	Tx rud	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
Teucrium scordium	Teuc sco	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
Thlaspi perfoliatum	Thla per	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Thymus pulegioides	Thym pul	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Torilis japonica	Tori jap	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
Trifolium alpestre	Trif alp	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Trifolium arvense	Trif arv	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
Trifolium campestre	Trif cam	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Triticum estivum	Trit est	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Tunica prolifera	Tuni pro	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Urtica dioica	Urti dio	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Valerianella locusta	Vale loc	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Verbascum lychnitis	Verb lych	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
Verbascum tapsiforme	Verb tap	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Veronica arvensis	Vero arv	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Veronica cf. austriaca	Vero aus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Veronica dilenii	Vero dil	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
Veronica hederifolia	Vero hed	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Veronica chamaedris	Vero cham	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Veronica prostrata (officinalis)	Vero pro	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Veronica sublobata	Vero sub	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Vicia hirsuta	Vici hir	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Vincetoxicum hirundinaria	Vinc hir	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Viola arvensis	Viol arv	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
Viola collina	Viol col	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Viola hirta	Viol hir	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1
Viola riviniana	Viol riv	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Viola tricolor	Viol tri	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1

Příloha 2: Matice párových vzdáleností lokalit a podobnosti v druhovém složení

matice párových vzdáleností lokalit

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0	102,85	118,29	146,57	143,98	231,28	237,18	268,62	323,95	539,09	611,89
2	102,85	0	20,699	57,582	83,235	141,99	156,3	192,22	243,84	465,59	539,95
3	118,29	20,699	0	36,991	67,001	121,45	135,64	171,65	223,14	444,92	519,3
4	146,57	57,582	36,991	0	43,116	86,273	98,75	134,66	186,47	408,03	482,37
5	143,98	83,235	67,001	43,116	0	95,207	94,558	124,65	180,11	396,12	469,5
6	231,28	141,99	121,45	86,273	95,207	0	29,19	62,011	104,39	326,57	401,2
7	237,18	156,3	135,64	98,75	94,558	29,19	0	36,934	88,037	309,29	383,67
8	268,62	192,22	171,65	134,66	124,65	62,011	36,934	0	55,758	273,77	347,92
9	323,95	243,84	223,14	186,47	180,11	104,39	88,037	55,758	0	222,34	296,94
10	539,09	465,59	444,92	408,03	396,12	326,57	309,29	273,77	222,34	0	74,643
11	611,89	539,95	519,3	482,37	469,5	401,2	383,67	347,92	296,94	74,643	0

matice podobnosti v druhovém složení

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0,00	8,12	8,77	8,54	8,25	8,54	9,00	8,72	8,43	9,33	9,17
2	8,12	0,00	6,86	6,86	7,48	7,00	6,86	7,21	7,14	9,00	7,75
3	8,77	6,86	0,00	6,00	7,42	7,87	8,00	8,43	7,35	8,94	8,31
4	8,54	6,86	6,00	0,00	7,55	6,78	7,21	8,19	6,78	8,94	8,06
5	8,25	7,48	7,42	7,55	0,00	7,94	8,54	8,49	7,28	8,43	8,37
6	8,54	7,00	7,87	6,78	7,94	0,00	7,21	7,68	6,63	8,12	7,14
7	9,00	6,86	8,00	7,21	8,54	7,21	0,00	5,20	7,87	9,17	6,56
8	8,72	7,21	8,43	8,19	8,49	7,68	5,20	0,00	7,81	9,11	6,78
9	8,43	7,14	7,35	6,78	7,28	6,63	7,87	7,81	0,00	7,75	7,14
10	9,33	9,00	8,94	8,94	8,43	8,12	9,17	9,11	7,75	0,00	8,06
11	9,17	7,75	8,31	8,06	8,37	7,14	6,56	6,78	7,14	8,06	0,00

Příloha 3: Hodnoty všech parametrů prostředí na studovaných lokalitách, které byly použity do příslušných analýz, u potenciální přímé radiace jsou zde uvedené hodnoty vypočtené z mediánu sklonu a orientace dané lokality.

lokality	počet druhů	plocha (m ²)	orientace	orientace	sklon	izolovanost	míra izol.	skála	pot.rad. leden	pot.rad. červen
1	75	316,284	200	J	38	0,10334549	1	1	5,618	7,971
2	47	50,397	211	JZ	24	0,15204813	1	1	4,239	8,588
3	74	207,766	241	JZ	26	0,73632653	2	1	3,401	8,714
4	64	228,672	276	Z	24	0,44544913	2	1	1,939	8,578
5	73	446,766	178	J	25	0,57253862	2	1	4,746	8,5
6	60	583,838	288	Z	34	1,12203839	3	1	1,426	8,127
7	28	36,834	269	Z	16	0,08768179	1	0	2,103	8,736
8	37	135,242	152	JV	17	0,20702498	1	0	3,684	8,745
9	70	430,882	275	Z	6	0,29301117	1	1	1,918	8,783
10	90	3055,243	224	JZ	25	0,78938256	3	0	3,935	8,655
11	55	180,662	212	JZ	5	0,04168511	1	0	2,46	8,796