

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY V PRAZE  
KATEDRA BOTANIKY  
ODDĚLENÍ GEOBOTANIKY



Lucie Hemrová

**Rozšíření a dynamika *Jasione montana* L. a vybraných druhů ve  
fragmentované krajině Horažďovicka**

Diplomová práce

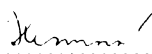
Vedoucí práce: Mgr. Zuzana Münzbergová, PhD.

Praha 2007

Diplomová práce **Lucie Hemrové** byla obhájena na katedře botaniky PřF UK v Praze dne 20.9.2007 a ohodnocena klasifikačním stupněm **v ý b o r n ě**.

Prohlašuji, že jsem předkládanou práci vypracovala samostatně, pouze za použití citované literatury.

Lucie Hemrová

  
.....

## Poděkování

Je těžké vypsát všechny, kterým bych chtěla poděkovat za to, že mě inspirovali či mi vytvářeli inspirativní prostředí, pomohli mi radou nebo obětavě přiložili ruku k dílu. Takový seznam by byl další samostatnou prací, proto chci uvést jen nejdůležitější osoby, které stojí v jistém smyslu nejen za napsáním práce, ale i za průběhem celého studia, ty, kteří mě všemožně povzbuzovali a materiálně zajišťovali, bez ohledu na to, zda byli sami přesvědčeni o tom, co dělám – děkuji celé mojí rodině a děkuji bubáčkům a Ondrovi.

Obrovský dík patří Zuzmun, že byla ochotná vést mi diplomovou práci, donekonečna se mnou něco rozebírat a poslouchat moje pochybnosti, a že statečně přetrpěla moje návaly tuposti bez toho, že by mi byť i jen jednou vynadala.

Chci poděkovat všem anonymním „ostatním“: spolužákům, kteří se značnou měrou zasloužili o příjemné neformální školní prostředí (totéž platí i pro starší členy naší katedry!), všem přátelům a kamarádům, kteří mluvili o svých školních povinnostech a pochybnostech a tím rozptylovali ty mé.

Děkuji všem ochotným úředníkům, se kterými jsem se v rámci shánění dat pro DP setkala.

Děkuji Šášovi za ochotné půjčení dat.

Ještě jednou Ondrovi, protože jeho díl na všem je nejméně dvojnásobný.

Chtěla bych také poděkovat Zitě za to, že mě motivovala svým vlastním úsilím a pílí. I když informace o rychlosti jejího postupu v čemkoli byly často překrouceny informátorem – naší intrikánskou školitelkou, přesto úsilí dohnat ji v práci se významně podílelo na jakékoli mé činnosti. Zároveň se tímto chci Zitě omluvit, pokud jsem jí snad někdy svojí aktivitou (notně nafouknutou naší školitelkou) nevědomky způsobila frustraci. Snad i pro Tebe to byl spíš hnací motor, než co jiného...

Závěrem chci ještě poděkovat Zuzmun za to, že se ke mně častěji chovala jako kamarádka než jako neústupný školitel, který už chce konečně vidět aspoň nějaké výsledky, a že na intrikánku si hrála jen občas...

## Abstract

Understanding plant species dynamics at the landscape level is important for predicting species response to potential landscape changes. However, studies describing landscape level dynamics of plants are still very rare, especially for medium-rare species.

Hence, the aim of this project was to create a model describing detailed dynamics of a medium-rare species, *Jasione montana* L., at the landscape level. Furthermore, I wanted to assess the importance of model parameters for the dynamics of *J. montana* in landscape.

Further I asked, which species' distribution was restricted in landscape to the habitats of *J. montana*, and whether the dynamics of such species was similar to *J. montana*.

In order to describe the landscape level dynamics of *J. montana*, I needed to collect data on local population dynamics of the species, its dispersal ability, current distribution in landscape, and on the distribution of all suitable habitats.

The data on local population dynamics have been sampled in 3 populations during two transition periods, resulting in 6 transition matrices.

The dispersal ability of the investigated species was estimated using two field experiments: a seed trap experiment and an experiment testing the attachment of seeds to animal skin (wild boar's and roe's). The dispersal was also estimated using a wind dispersal model.

Suitable habitats were determined using: Beals index based on information from phytosociological relevés, abiotic conditions of the sites, Ellenberg values, and a sowing experiment.

The effect of each method of determining dispersal ability and habitat suitability on the predictions of the landscape level model was estimated.

Using data on the occurrence of other species in habitats identified as suitable for *J. montana*, we selected species that were expected to perform similarly to *J. montana*.

A detailed analysis of the sensitivity of the landscape level model showed that the most important parameter of the model was the frequency of conditions unsuitable for germination. Dispersal ability and number of suitable habitats were much less important for the survival of the species in landscape.

There were several species restricted to the habitats suitable for *J. montana*. More data are, however, needed to decide, whether the dynamics of these species is similar to that of *J. montana*.

Keywords: *J. montana*, local dynamics, dispersion, suitable habitats, landscape dynamics

# OBSAH

1.	Úvod.....	1
2.	Výběr území a studovaného druhu.....	3
2.1.	Charakteristika druhu <i>Jasione montana</i> L.....	3
2.2.	Studované území.....	4
2.3.	Simulované území.....	7
3.	Metodika - Sběr a zpracování dat.....	8
3.1.	Populační dynamika a rozšíření <i>J. montana</i> v krajině.....	9
3.2.	Schopnost šíření <i>J. montana</i> .....	14
3.3.	Stanoviště vhodná pro <i>J. montana</i> .....	21
3.4.	Model dynamiky druhu v krajině.....	26
3.5.	Druhy s ekologickými nároky podobnými <i>J. montana</i> .....	29
3.6.	Podobnost dynamiky vybraných druhů a <i>J. montana</i> .....	29
4.	Výsledky.....	30
4.1.	Populační dynamika a rozšíření <i>J. montana</i> v krajině.....	30
4.2.	Schopnost šíření <i>J. montana</i> .....	36
4.3.	Stanoviště vhodná pro <i>J. montana</i> .....	40
4.4.	Model dynamiky druhu v krajině.....	52
4.5.	Druhy s ekologickými nároky podobnými <i>J. montana</i> .....	59
4.6.	Podobnost dynamiky vybraných druhů a <i>J. montana</i> .....	60
5.	Diskuse.....	62
5.1.	Populační dynamika <i>J. montana</i> .....	62
5.2.	Schopnost šíření <i>J. montana</i> .....	64
5.3.	Stanoviště vhodná pro <i>J. montana</i> .....	66
5.4.	Model dynamiky <i>J. montana</i> v krajině.....	67
5.5.	Druhy s ekologickými nároky podobnými <i>J. montana</i> .....	69
5.6.	Podobnost dynamiky vybraných druhů a <i>J. montana</i> .....	70
6.	Závěr.....	72
7.	Citovaná literatura.....	73
	Přílohy.....	79

# 1. Úvod

Urbanizace a změna zemědělských praktik se podepsala na tváři dnešní krajiny, na rozšíření a dynamice rostlin (Bastin et Thomas 1999, Lindborg et al. 2005). Fragmentace vegetace způsobená těmito procesy totiž ovlivňuje jak velikost populací jednotlivých rostlin, tak i jejich izolovanost. To má pak vliv na jejich další přežívání (Soons et Heil 2002, Hooftman et al. 2003), neboť čím jsou populace rostlin menší a izolovanější, tím více jsou vystaveny nebezpečí extinkce (např. Soons et Heil 2002, Hooftman et al. 2003, Soons et al. 2003b).

Se strukturou krajiny se mohou měnit dokonce i disperzní schopnosti některých druhů, protože její změny ovlivňují i pohyb a výskyt živočichů (např. Hewson et Hinge 1990, Russo et al. 1997, Rühle et Hohmann 2004), kteří k šíření těchto druhů přispívají.

Ačkoli tedy předpokládáme, že fragmentace krajiny má na prosperitu druhů negativní vliv, přesto vlastně stále nevíme, jak a do jaké míry fragmentace (a s ní spojené procesy) ovlivňuje dynamiku druhů a jejich výskyt na úrovni krajiny (Bastin et Thomas 1999).

Většina prací o dynamice druhů se zabývá jen lokální úrovní (Husband et Barrett 1996), a tak prací zaměřujících se na dynamiku druhů v krajině existuje poměrně málo.

Studium dynamiky druhu v krajině je vesměs obtížnější než studium dynamiky na lokální úrovni. Druhy totiž mohou podléhat metapopulační dynamice, tj. udržovat se v ostrůvkovité krajině dynamickou rovnováhou mezi rychlostmi extinkcí subpopulací a (re)kolonizací prázdných stanovišť (např. Hanski 1989, Freckleton et Watkinson 2002). Proto se při stanovení dynamiky těchto druhů v krajině musí navíc uvažovat i jejich nekolonizovaná stanoviště.

Naproti tomu např. druhy s dynamikou typu „regional ensembles“ (viz Freckleton et Watkinson 2002) mají velmi stabilní populace. Mezi populacemi ale nedochází téměř k žádnému šíření. Stejně tak schopnost kolonizovat nová stanoviště je velmi malá. Proto je prosperita těchto druhů v krajině závislá na pouhé lokální dynamice jejich populací.

Dopad změny struktury krajiny na prosperitu druhů s metapopulační vs. „regional ensemble“ dynamikou bude rozdílný. Ale jaký přesně, to můžeme říci až v případě, že dynamiku druhu v krajině popíšeme. Jinak se můžeme pouze dohadovat.

Jak již bylo řečeno, existuje poměrně málo prací zabývajících se dynamikou druhu na krajině úrovni. Vesměs jde o studium dynamiky invazních druhů (např. Shigesada et al. 1995, Higgins et al. 2000, Prevosto et al. 2003).

Naproti tomu běžně se vyskytujícím druhům rostlin bylo věnováno jen málo pozornosti (ale viz např. Herben et al. 2006). Proto o tom, jaká je dynamika těchto druhů v krajině a jak reagují na případné změny její struktury, mnoho nevíme (Bastin et Thomas 1999), ačkoli přece právě jich se změny struktury krajiny týkají nejčastěji.

Jedním z cílů této práce tedy bylo stanovit dynamiku druhu s relativně běžným výskytem, a to takového, který obsazuje jen některá z vhodných stanovišť (tj. zřejmě podléhá metapopulační dynamice). Zároveň mělo jít o rostlinu relativně krátkověkou, u níž bylo možno předpokládat „rychlou“ metapopulační dynamiku, jejíž změny budou pozorovatelné v rozmezí několika málo let. Proto byla jako modelový druh vybrána *Jasione montana* L., která všechny uvedené předpoklady splňuje (Parnell 1985, Slavík 2000).

Popsat metapopulační dynamiku druhu a určit faktory, které ji nejvíce ovlivňují, je možné pomocí Modelu dynamiky druhu v krajině (Münzbergová et al. 2005, Herben et al. 2006). Jako vstupní informace do modelu je pak potřeba zjistit lokální dynamiku populací, možnosti disperze daného druhu a rozmístění všech pro druh vhodných stanovišť (a to i druhem neobsazených).

Zjištění všech těchto informací, byť i jen o jednom druhu, je poměrně metodologicky a časově náročné. Zároveň případů, kdy nás zajímá dynamika jen jednoho konkrétního druhu, je poměrně málo (obvykle jen u vzácných druhů).

Proto bylo dalším cílem této práce ukázat, je-li možné ze znalosti podrobné dynamiky jednoho druhu usuzovat na dynamiku jiných (vybraných) druhů v krajině. Analýzou senzitivity modelu (Münzbergová et al. 2005) je možno zjistit, jaké vlastnosti modelového druhu jsou klíčové pro jeho dynamiku v krajině. Usuzování na společnou dynamiku více druhů v krajině pak bude možné na základě podobnosti ekologických nároků a výše zmíněných klíčových vlastností vybraných druhů s nároky a vlastnostmi modelového druhu. Práce by měla zodpovědět následující otázky:

- Jaký je relativní význam lokální dynamiky druhu, schopnosti šíření a současné struktury krajiny pro rozšíření druhu *Jasione montana*?
- Které druhy mají podobné stanovištní nároky jako *Jasione montana*?
- Jsou vlastnosti těchto druhů rámcově shodné s vlastnostmi určujícími dynamiku *Jasione montana* v krajině, tj. je jejich dynamika v krajině podobná?

## 2. Výběr území a studovaného druhu

Pro simulaci dynamiky druhu v krajině bylo potřeba nalézt území s prostorově dobře definovanými krajinnými fragmenty, na nichž by se vyskytoval druh ani příliš vzácný, ani příliš hojný, aby dávalo smysl předpokládat u něho metapopulační dynamiku. Obě tato kritéria splňuje krajina Horažďovicka s výskytem druhu *Jasione montana* L. Navíc zde probíhala diplomová práce J. Šáška (2005), a tudíž se nabízela možnost případného využití některých jeho dat nebo jím zjištěných poznatků. Krajina Horažďovicka s druhem *J. montana* se jevila pro studium dynamiky druhu na krajinné úrovni jako ideální, a proto bylo studované území vybráno právě zde.

### 2.1. Charakteristika druhu *Jasione montana* L.

Tento druh byl vybrán pro studium metapopulační dynamiky jako dobrý zástupce skupiny rostlin s relativně běžným výskytem, který ovšem obsazuje jen některá z vhodných stanovišť. Má tedy smysl u něj předpokládat metapopulační dynamiku. Zároveň velkou výhodou tohoto druhu je, že je to rostlina relativně krátkověká. Lze tudíž předpokládat, že i metapopulační dynamika takového druhu bude „rychlá“, a že tedy změny ve výskytu *J. montana* v krajině budou pozorovatelné během pár let.



*Jasione montana* L. je převážně dvouletá, někdy však jednoletá či víceletá bylina čeledi *Campanulaceae*, tvořící přízemní růžici, s květonosným prýtem vysokým 10-50 cm a bledě až sytě modrými, vzácně bílými nebo růžovými květy. Kvete od června do září. V tobolečkách se vyvíjejí hladká, elipsoidní, asi 0.8 mm velká semena (Parnell 1985, Slavík 2000).

V České republice se vyskytuje roztroušeně, místy hojněji, ale vždy více nebo méně ostrůvkovitě na většině území, a to na příhodných stanovištích, jako jsou suché, písčité, nevápenné půdy, na pastvinách, výslunných stráních, kamenitých místech, skalách, vřesovištích a náspech. Její rozšíření sahá od planárního po submontánní stupeň, ve fytogeograficky vymezené oblasti mezofytika. Je častá v pionýrských bylinných společenstvech primitivních půd, zvláště svazů: *Hyperico perforati-Scleranthion perennis*,



*Plantagini-Festucion ovinae* a také ve svazu *Corynephorion* a *Dicrano-Pinion*. Ani ve světě nepatří mezi nejhojnější rostliny, ačkoli se vyskytuje téměř na všech kontinentech (Slavík 2000).

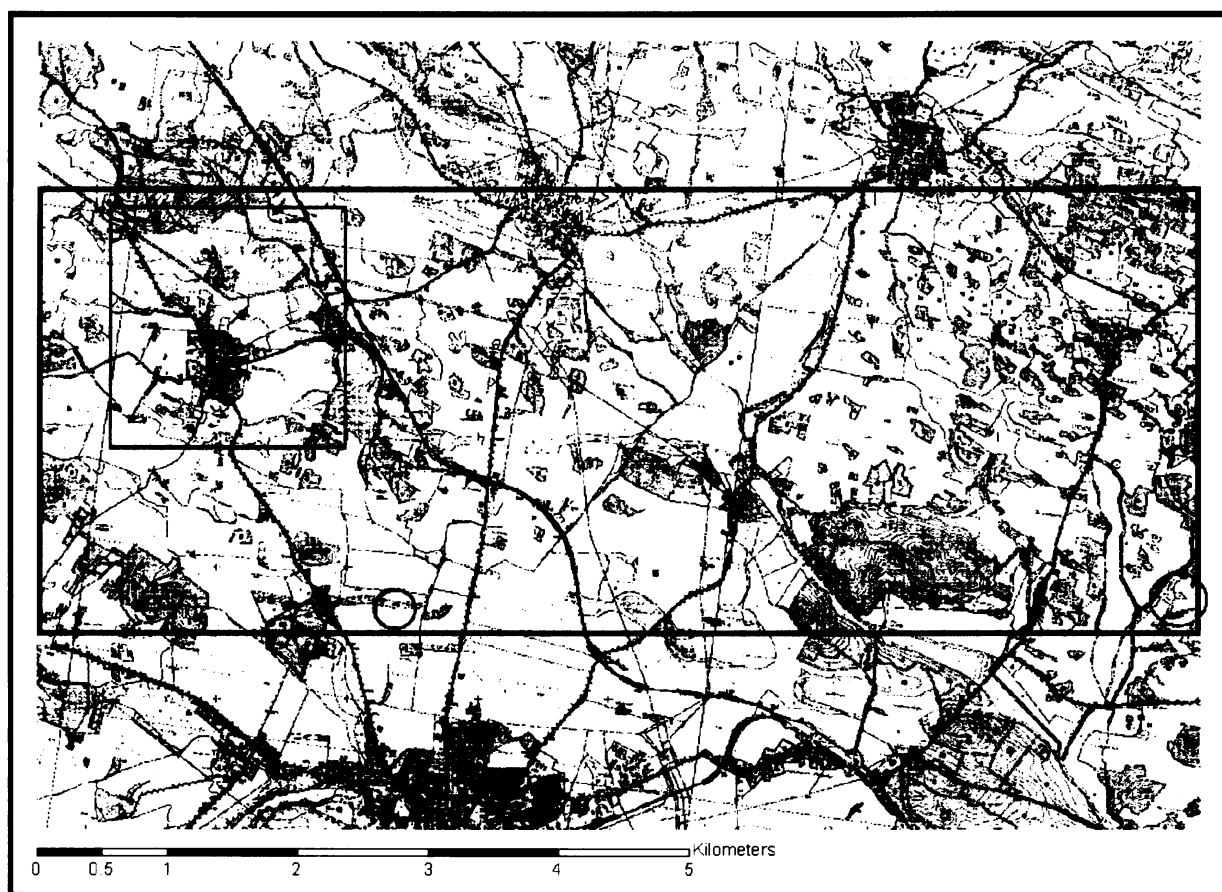
Na studovaném území – Horažďovicku – roste na suchých stráních, pastvinách, písčinách, kazech v polích, na mezích a ve světlých lesích. Mimo vápence je středně hojná (Vaněček 1969).

## **2.2. Studované území**

Zájmové území o velikosti zhruba 3 km x 9 km se rozkládá severně od Horažďovic (viz Obrázek 1).

Spadá do oblasti Horažďovické pahorkatiny. Podloží tvoří kyselé silikátové horniny: granodiority, křemenné diority, cordieritické a perlové ruly (Kodym 1967). Převládajícím půdním typem jsou hnědé hlinitopísčité a kyselé půdy (Tomášek 2003).

Co se týče klimatu, jde o oblast mírně teplou s průměrnou roční teplotou 7°C a mírně vlhkou (roční srážky 650–750 mm). Léto je mírné, spíše suché, mírný podzim a jaro bývají poměrně krátké a zima je mírná, teplá a spíše suchá s krátkým trváním sněhové pokrývky (Quitt 1971).



Obrázek 1. Mapa studovaného území. Studované území je modře ohraničeno. Červenými kolečky je vyznačena poloha lokalit, na nichž probíhal sběr demografických dat. Simulované území je vyznačeno červeným čtvercem. (mapový podklad poskytl ČÚZK Praha)

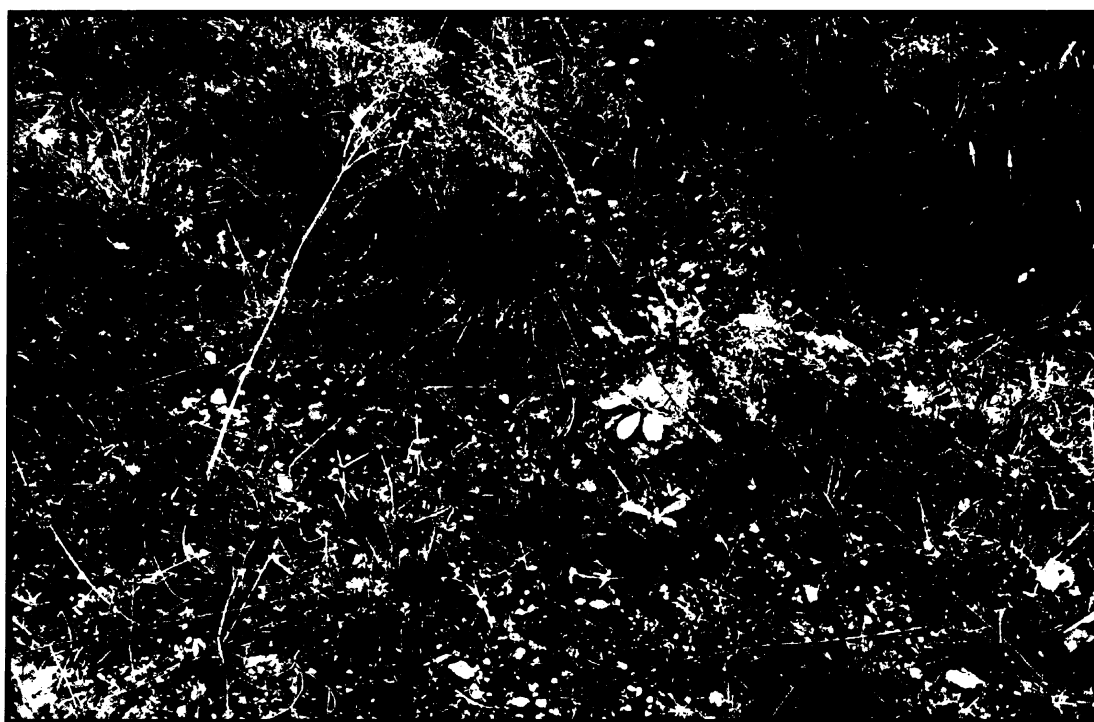
Pro zemědělskou krajinu Horažďovicka jsou typické tzv. polní kazy – geomorfologické útvary, často konvexní, ostrůvky vegetace přímo v poli nebo s ním sousedící, s mělkou vysychavou půdou. Jako špatně obdělávané části půdy je lidé v minulosti využívali ke kupení kamenů, které odstraňovali z polí, anebo sloužily jako pastviny. Ať už je příčinou cokoli (pasevní management, či samo podloží a půda, nebo vršení balvanů, či všechno dohromady), nalezneme na místě acidofilních doubrav (Neuhäuslová et al. 2001) travinná a křovinná společenstva, např.: *Rhamno-Cornetum*, *Antherico-Coryletum*, *Scabioso-Brachypodietum*, *Potentillo opacae-Festucetum*, *Arabidopsietum thalianae* a další (Šašek 2005).

Ovšem pro tuto práci jsou důležitá společenstva, ve kterých je alespoň trochu možný výskyt studovaného druhu. Takovými jsou ve studovaném území velmi běžné nízké acidofilní rozvolněné, popř. zapojenější trávníky svazu *Hyperico perforati-Scleranthion perennis* s častými výskyty druhů *Festuca ovina*, *Potentilla tabernaemontani*, *Rumex acetosella*, *Dianthus deltoides*, *Hieracium pilosella*, studovaným druhem *Jasione montana*, a dalšími. Na polních kazech díky opuštění managementu ustupují tyto trávníky rozpínajícím se křovinám.

V různě degradované formě se ovšem nacházejí i mimo polní kazy, i když na o dost menších plochách. Můžeme se s nimi setkat na okrajích cest nebo polí, na příkrých železničních náspech, popř. na okrajích lesů. V sukcesi zde zřejmě navazují na společenstva primitivních půd s výskyty druhů *Herniaria glabra*, *Trifolium arvense* apod. Ta se objevují v podstatě kdekoli, kde došlo k plošnějšímu odstranění vegetace, např. na výjezdech traktorů z polí. I v těchto společenstvech – primitivních půd – by se při troše fantazie *J. montana* mohla vyskytovat.

Pro modelování dynamiky *J. montana* bylo zapotřebí nalézt všechny fragmenty vegetace, v nichž by se případně mohla vyskytovat, tj. nalézt fragmenty vegetace acidofilních trávníků a primitivních půd i jejich degradované formy. Za hranici toho, kdy byla vegetace ještě považována za acidofilní trávník nebo vegetaci primitivních půd, jsem stanovila výskyt alespoň jednoho druhu, který je v Katalogu biotopů České republiky (Chytrý et al. 2001) uveden jako druh diagnostický, a to jakékoli vegetační jednotky s výskytem *Jasione montana*. V případě, že vegetace žádný takový druh neměla, stačila přítomnost dvou ne-diagnostických druhů (tamtéž), ale zároveň plocha stanoviště musela být alespoň z 5% disturbovaná (bez vegetačního pokryvu).

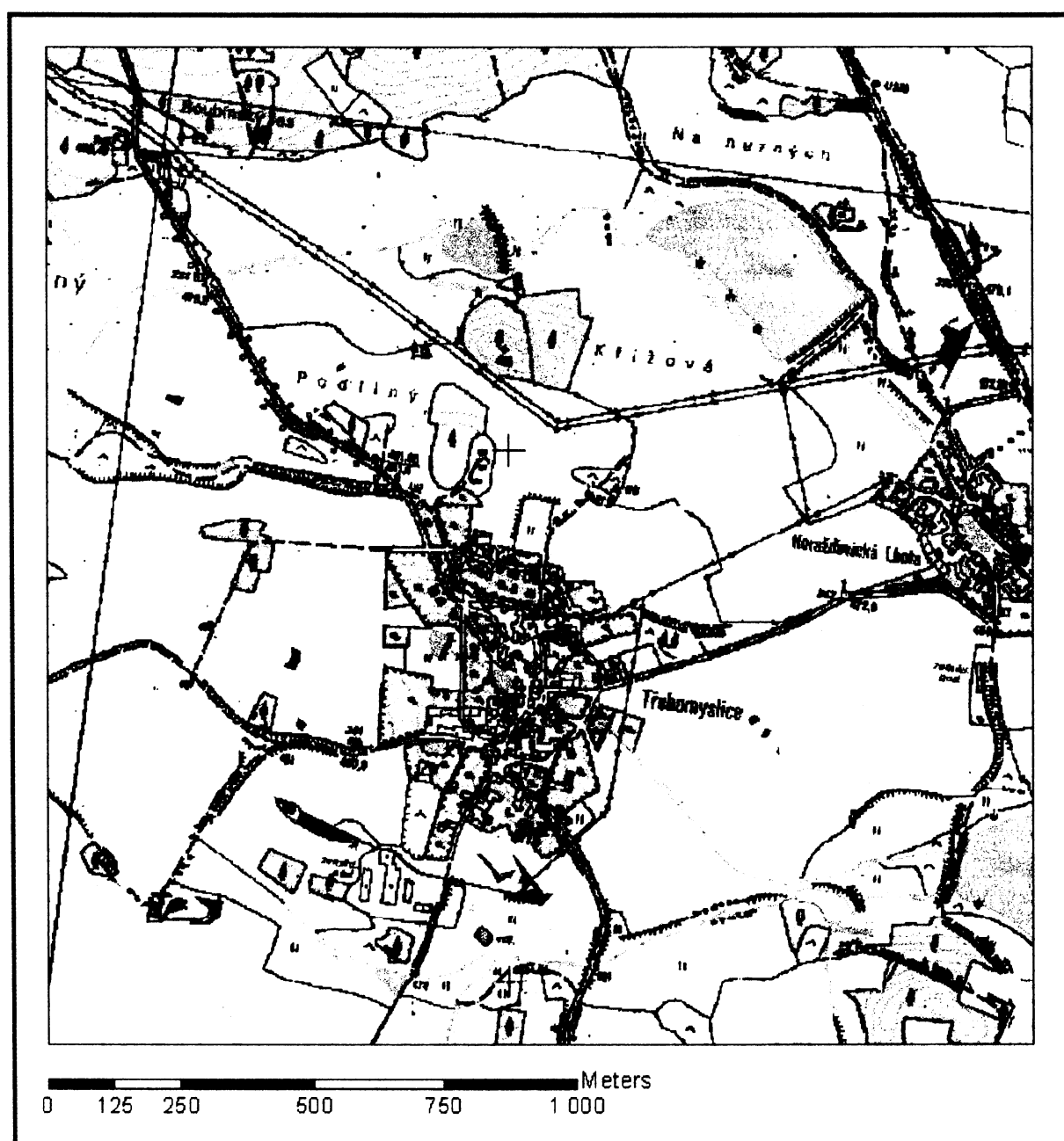
Velmi široce jsem tak vymezila vegetaci, ve které by se mohl studovaný druh vůbec vyskytovat, a ta se stala předmětem mého zájmu. Shrnula jsem ji pod název „studovaná společenstva“ (ukázka viz Obrázek 2).



Obrázek 2. Ukázka studovaného společenstva.

### 2.3. Simulované území

V práci operuji ještě s termínem „simulované území“. Je to část studovaného území o ploše zhruba 3.3 km<sup>2</sup>, na němž probíhá simulace dynamiky druhu v krajině (viz Obrázek 1 a Obrázek 3). Na této menší ploše, na rozdíl od celé plochy studovaného území, jsem byla schopna zaznamenat všechna stanoviště studovaných společenstev, a tak i určit, kde se nacházejí stanoviště, na nichž a mezi nimiž dynamika *J. montana* probíhá. Toto území nezahrnuje lokality, na nichž probíhal sběr dat o lokální dynamice, ani některá přilehlá stanoviště s výskytem *J. montana*, která byla použita v různých analýzách pro zvětšení souboru stanovišť s výskytem studovaného druhu.

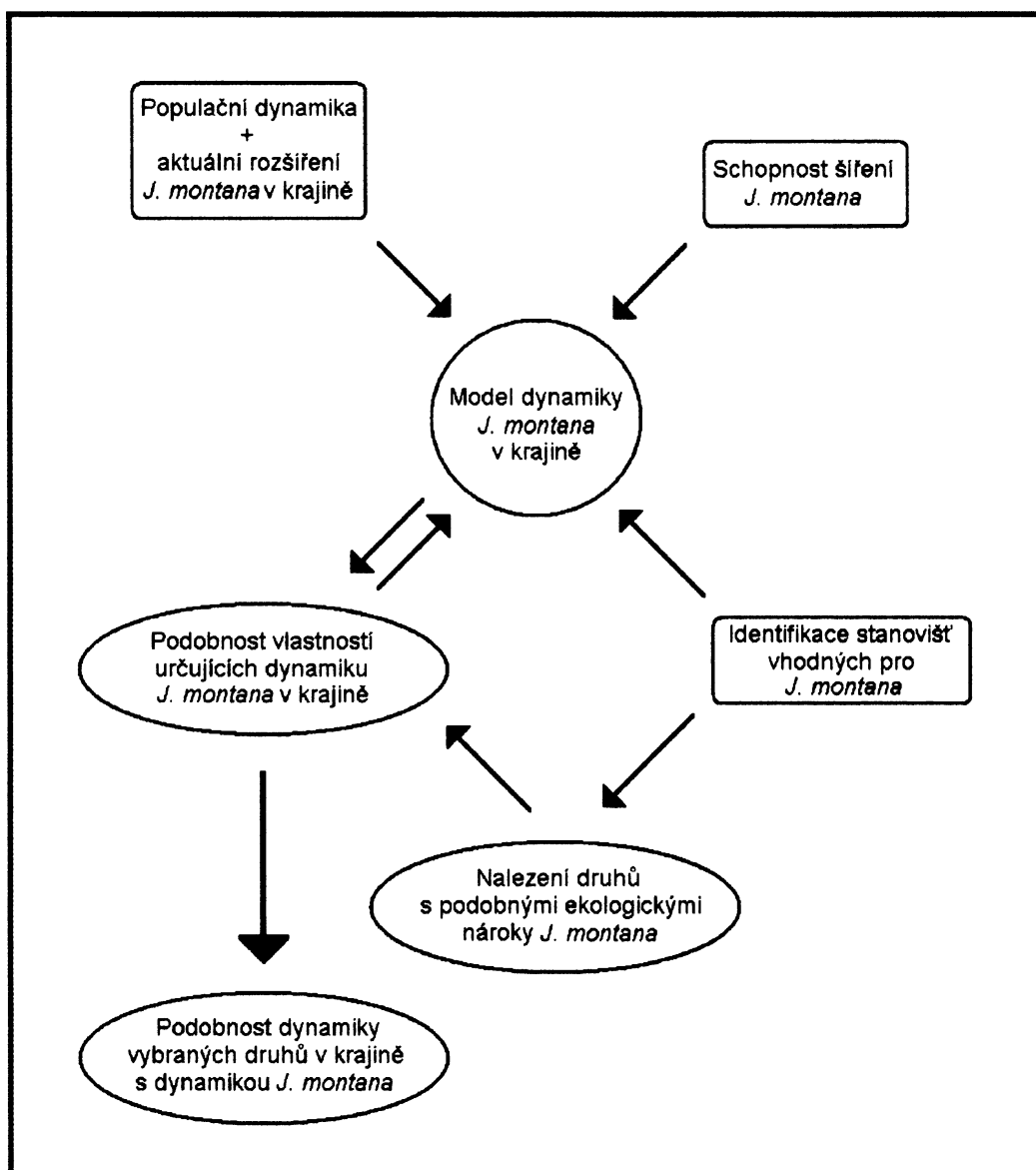


Obrázek 3. Mapa simulovaného území s vyznačenými stanovišti studovaných společenstev (129 polygonů).

### 3. Metodika - Sběr a zpracování dat

K simulování dynamiky *J. montana* na úrovni krajiny bylo nejprve nutno shromáždit informace o populační dynamice studovaného druhu a jeho aktuálním rozšíření v krajině, o jeho schopnosti šíření, a také nalézt stanoviště, která jsou pro něj vhodná a na nichž dynamika v krajině probíhá.

Až po nalezení vhodných stanovišť pro studovaný druh bylo možno přistoupit k řešení dalších otázek – nalezení druhů s podobnými stanovištními nároky, tj. nalezení druhů omezujících svůj výskyt na stanoviště vhodná pro studovaný druh, a poté zhodnotit, zda se krajinná dynamika těchto nalezených druhů může podobat dynamice studovaného druhu (schéma práce viz Obrázek 4).



Obrázek 4. Schéma práce.

### 3.1. Populační dynamika a rozšíření *J. montana* v krajině

Cílem této části práce bylo jednak získat matice dobře popisující různorodé chování populací *J. montana* v prostoru i čase, které by sloužily jako informace o chování populací vstupujících do modelu, a jednak zaznamenat všechna stanoviště s výskytem studovaného druhu v simulovaném území a odhadnout, kolik jedinců studovaného druhu se na nich vyskytuje.

#### Populační dynamika

Sběr dat byl prováděn v letech 2004-2006, na třech demografických lokalitách opakovaným sledováním nejméně 150 jedinců na populaci označených plastickými a železnými plíšky, umožňujícími opětovné dohledání rostliny. Rostliny se měřily jedenkrát ročně v době plodu (tj. přelom září/říjen). Sledovanými parametry, které měly pomoci stanovit velikostní kategorie, byly: počet jednotlivých růžic tvořící přízemní růžici (jde o počet míst v přízemní růžici, odkud vznikají nové lístky – viz Obrázek 5), průměr přízemní růžice, a je-li rostlina fertilní.

Při značení jedinců jsem se snažila rovnoměrně pokrýt všechny velikostní typy, které mohly vytvářet samostatné velikostní kategorie, tj. fertilní jedince s přízemní i bez přízemní růžice, vegetativní jedince s různým průměrem přízemní růžice a různým počtem jednotlivých růžic přízemní růžice.



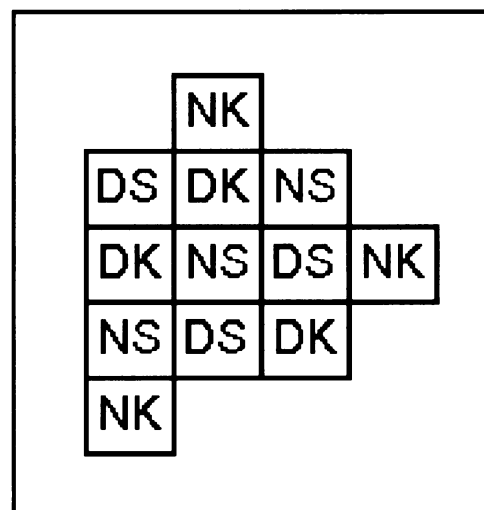
Obrázek 5. Přízemní růžice *J. montana* (jednotlivé růžice tvořící přízemní růžici jsou označeny šipkou).

#### *Reprodukce*

Informace o množství semen produkovaném fertilními jedinci byla zjišťována v letech 2005 a 2006. V těchto letech bylo na každé lokalitě spočteno kolik květonosných prýtů připadá na jednoho fertilního jedince (počítáno nejméně na 10 jedincích v každé populaci), dále počet kvetoucích/plodících hlávek na jednom květonosném prýtu (nejméně u 15 jedinců v populaci) a počet semen v plodící hlávce (nejméně 5 hlávek v populaci).

Klíčivost semen v terénu byla zjišťována na podzim 2005 jejich vysetím na demografické lokality. Jelikož Parnell (1985) uvádí, že *J. montana* je druh obsazující otevřená mikrostanoviště a stanoviště vznikající fyzickou disturbancí, a zároveň se často vyskytuje na

pastvinách (podobně v české literatuře např. Vaněček 1969; Slavík 2000), kde dochází k odstraňování okolní vegetace, bylo třeba zahrnout management disturbance (fyzické odstranění vegetace) do výsevového pokusu, neboť odstraňování vegetace mohlo mít vliv na klíčivost semen a přežívání semenáčů. Proto byl výsev v každé populaci koncipován tak, že polovina plošek z celkového počtu 12 plošek výsevu měla mechanicky odstraněný vegetační kryt a druhá polovina byla bez zásahu (viz Obrázek 6 – Schéma výsevu.) Do jedné plošky se vysévalo po 200 semenech z místní lokality.



Obrázek 6. Schéma výsevu. Celkem 12 plošek, z toho 6 s disturbancí. Do 6 plošek vyseto po 200 semenech. D = disturbováno; N = nedisturbováno; S = výsev semen; K = kontrola

Zda v disturbovaných ploškách výsevů vzchází či přežívá průkazně odlišný počet semenáčů ve srovnání s ploškami nedisturbovanými, bylo testováno v programu S-Plus (2000) zobecněným lineárním modelem s Poissonovým rozdělením.

Semenáče se odečítaly ve dvou periodách – na jaře (červen 2006) a na podzim (říjen 2006). Proto jsem mohla testovat nejen závislost jarního počtu semenáčů na ne-/disturbanci plošky, ale i přežívající počet semenáčů (počet na podzim a jarní počet použit jako kovariáta). Při podzimním odečítání semenáčů jsem si ale povšimla, že se v ploškách od jara objevily další, tedy že semenáče klíčí i během léta. Proto jsem nakonec testovala i samotný počet semenáčů na podzim.

Jelikož se v rámci odhadu vhodnosti stanovišť zakládaly na různých jiných (21) stanovištích další výsevové pokusy (stejně schéma výsevu, ale v jednom výsevu byla vyseta semena ze všech tří demografických lokalit – viz kapitola 3.3), provedla jsem dvě analýzy. Zaprvé, testovala jsem, zda se počet semenáčů ve výsevech liší mezi ploškami disturbovanými vs. nedisturbovanými za použití dat ze všech 24 výsevů (tj. včetně těch na demografických lokalitách). Stanoviště (tedy místa založení výsevu) a počty semenáčů v kontrolních ploškách byly použity jako kovariáty.

Zadruhé jsem testovala důležitost disturbance za použití souboru 21 výsevů (tj. vyjma výsevů na demografických lokalitách). Při ní jsem jako kovariátu použila nejen stanoviště a počty semenáčů v kontrolních ploškách, ale i zdroj semen v plošce (tj. zdrojovou demografickou lokalitu).

V případě průkazného výsledku vlivu přítomnosti disturbance na počet semenáčů bylo potřeba sestavit zvlášť matice s informací o produkci založené na disturbovaných ploškách výsevů, a zvlášť na ploškách nedisturbovaných.

### *Disturbance*

V případě, že by se počty vzcházejících a/nebo přežívajících semenáčů lišily v závislosti na ne-/disturbanci plošky, bylo třeba vědět, jak časté jsou na stanovištích otevřené plochy půdy (disturbance). Tato informace by se pak odrazila ve výpočtu výsledné „průměrné“ matice pro stanoviště, a to tak, že by se produkce semenáčů disturbovaných a nedisturbovaných ploch výsevů zprůměrovala váženým průměrem (přičemž proporce semenáčů „disturbovaných matic“ ve váženém průměru je rovna proporci disturbované plochy na stanovišti).

Nejprve jsem vegetaci studovaného území (128 fytoocenologických snímků studovaných společenstev – viz kapitola 3.3) rozdělila analýzou TWINSpan v programu Juice 6.3 (Tichý 2001) tak, aby vznikl malý počet skupin (skupiny viz kapitola 4.1). Z výsledných 3 skupin vegetace studovaného území jsem vybrala dohromady 30 stanovišť, na nichž jsem na podzim 2006 zjistila procento volné plochy pomocí odečítacích čtverců o velikosti 1 m<sup>2</sup>. Ty jsem umisťovala do pravidelné šachovnicové sítě, přičemž kolmá vzdálenost mezi dvěma čtverci byla 3 m. Počet odečtených čtverců na daném stanovišti se odvíjel od jeho velikosti.

Pak jsem porovnávala, zda se procento disturbované plochy stanoviště liší v rámci těchto tří odlišných vegetačních skupin. Pokud by se procento lišilo (a pokud by počet vzcházejících či přežívajících semenáčů byl závislý právě na přítomnosti disturbované plochy), měla by každá skupina stanovišť spadající do jedné ze tří vegetačních skupin jinou kvalitu pro vzcházení semenáčů. Každá ze tří skupin vegetace by tak dala vzniknout jiné „průměrné“ matici podle průměrného procenta disturbované plochy v rámci dané vegetační skupiny. Do modelu by tak navíc vstupovala informace o tom, kterým stanovištím mohou být přiřazovány jaké „průměrné“ matice.

Pro analýzu toho, zda se liší procento disturbované plochy mezi vegetačními skupinami, jsem nejprve pro každé stanoviště vypočítala celkové procento disturbované plochy na něm se vyskytující (tj. průměr hodnot z jednotlivých odečtů na témže stanovišti). Tyto hodnoty jsem zlogaritmovala, neboť se ukázalo, že jejich rozdělení není normální. Pak bylo možno udělat v programu S-Plus (2000) analýzu variance, a zjistit tak, zda se průkazně liší procento volné plochy stanovišť mezi třemi vegetačními skupinami.

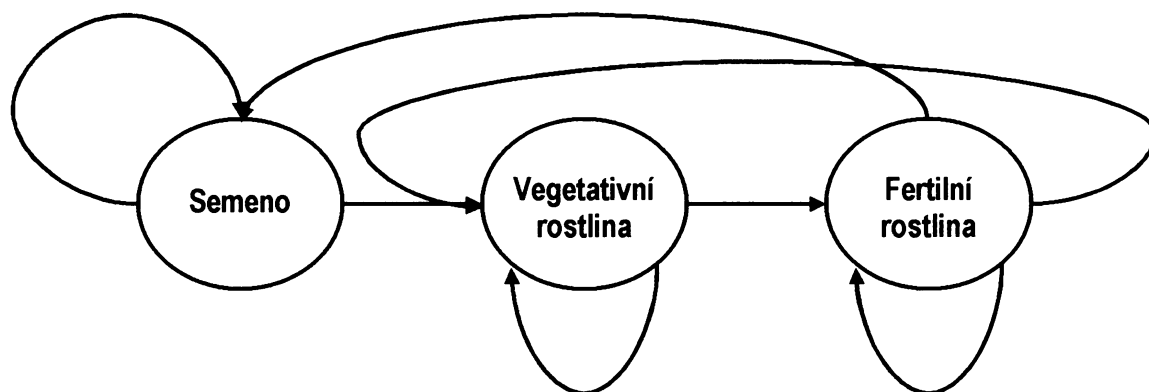


### *Semenná banka*

Pro získání informace o tvorbě semenné banky se na podzim 2005 zakopalo dvakrát 100 semen v monofilových pytlíčcích na každé demografické lokalitě. O rok později (podzim 2006) se semena vykopala a nechala vyklíčit v klimaboxu (režim: 12 hod světlo, 20°C a 12 hod tma, 10°C). Zároveň se zjistila klíčivost 400 právě sebraných semen z každé populace (na podzim 2005) – opět se nechala klíčit v klimaboxu (při shodném režimu). Na základě těchto informací bylo možné vypočítat proporce semen, která v půdě během roku přežijí, a jsou tedy schopna tvořit semennou banku.

### *Matic*

Sebraná populační data z dvou přechodových intervalů byla použita k identifikaci velikostních kategorií *J. montana* a následně k sestavení matic s pravděpodobnostmi přechodů z jedné velikostní kategorie do druhé. Velikostní kategorie jsou tři: semeno, vegetativní rostlina a rostlina fertillní (viz Obrázek 7). Kategorie „semeno“ zahrnuje jen semena, kategorie „vegetativní rostlina“ zahrnuje jedince, kteří nejsou fertillní, kategorie fertillních jedinců nezahrnuje žádné nefertillní jedince.



Obrázek 7. Diagram životního cyklu *J. montana*.

Jelikož sběr dat o produkci semen byl započat až roku 2005, musela jsem vyřešit problém s chybějícími informacemi o produkci semen v maticích 1. přechodového intervalu (tj. přechod mezi roky 2004-2005). Rozhodla jsem se pro kompromisní řešení a nahradila jsem chybějící hodnotu hodnotou průměrné produkce z let 2005+2006.

Podobně data z výsevových pokusů demografických lokalit mám jen pro 2. přechodový interval. A tak jsem stejnou informaci o produkci semenáčů použila pro výpočet jak u matic prvního, tak i druhého přechodového intervalu.

### *Populační analýzy*

Po sestavení přechodových matic byla pro každou matici spočtena její růstová rychlost ( $\lambda$ ), která při srovnávání s růstovou rychlostí matice jiné populace slouží jako měřítko fitness populace (Caswell 2001). Základem pro výpočet  $\lambda$  je přechodový maticový model:

$$\mathbf{A} \cdot \mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(t + 1),$$

kde  $\mathbf{A}$  je přechodová matice prvků  $a_{ij}$  (pravděpodobnosti přechodů z velikostní kategorie  $j$  do  $i$ ) a  $\mathbf{x}(t)$  je vektor počtu individuí v jednotlivých velikostních kategoriích v čase  $t$ .

Kromě  $\lambda$  jsem pro každou matici vypočítala stabilní velikostní složení jedinců a také elasticity všech prvků. Elasticity jsou informace o proporční změně růstové rychlosti při proporční změně prvku matice a umožňují tak posoudit vliv prvků matice na fitness populace (de Kroon et al. 2000).

Jelikož sběr demografických dat je založen na výběru jedinců z většího souboru (celé populace), je zatížen chybou. Tato chyba se přenáší i na výpočet  $\lambda$  a elasticit. Ke stanovení této chyby jsem metodou bootstrapu spočítala konfidenční intervaly (Alvarez-Buylla et Slatkin 1994) růstových rychlostí i elasticit pro „průměrnou“ matici každé populace a roku, a to tak, že ze souboru nasbíraných dat byla náhodně „tažena“ (s navrácením) data, která vytvořila nový soubor. Z něho se spočítala  $\lambda$  (popř. elasticita prvků). Tento proces se opakoval celkem 10 000krát. Ve vzniklém rozložení hodnot růstové rychlosti (elasticit) se našly hodnoty odpovídající 95% konfidenčnímu intervalu.

Výpočet  $\lambda$ , elasticit i šířky jejich konfidenčních intervalů byl realizován pomocí skriptů Z. Münzbergové vyvinuté pro studii (Münzbergová 2006) v prostředí MATLAB (2005).

### **Rozšíření *J. montana* v krajině**

Data o rozšíření *J. montana* v simulovaném území jsem shromáždila v létě 2006. Na každém stanovišti, kde se vyskytoval studovaný druh jsem odhadovala počet kvetoucích jedinců (kde to bylo možné, i počet vegetativních jedinců), s tím, že počet semen na stanovišti (případně počet vegetativních jedinců) dopočítám ze stabilního velikostního složení získaného z populační analýzy (viz výše).

Kromě počáteční obsazenosti stanovišť studovaným druhem jsem potřebovala ještě znát maximální možnou obsazenost stanovišť, tedy maximální hustotu jedinců schopnou vyskytovat se na určité ploše. Tato informace slouží v modelu jako odhad nosné kapacity prostředí (kolik rostlin je schopno žít na určité ploše). Je třeba znát maximální počet jedinců na ploše jen u těch stádií rostlin, která se navzájem ovlivňují. Proto do nosné kapacity

prostředí nebyla zahrnuta hustota semen, neboť jsem předpokládala, že hustota semen nemá vliv sama na sebe, ani na hustotu semenáčů či fertálních jedinců, a *vice versa*.

Informaci o nejvyšším počtu vegetativních a fertálních jedinců rostoucích na 1 m<sup>2</sup> jsem počítala na všech demografických lokalitách jak v roce 2005, tak 2006. Zároveň jsem ji odvozovala ze znalosti počtu všech vegetativních i fertálních jedinců na ploše každého stanoviště. Pro výpočet nosné kapacity prostředí jsem použila nejvyšší nalezenou hustotu jedinců vegetativního a/nebo fertálního stádia.

### 3.2. Schopnost šíření *J. montana*

Cílem této části práce bylo popsat šíření závislé na vzdálenosti – vektorem větru, tedy získat hodnoty koeficientů hyperbolické a exponenciální funkce, které často dobře popisují disperzní možnosti druhu (např. Bullock et Clarke 2000, Higgins et al. 2000). Dalším cílem bylo stanovit proporci semen šířící se v simulovaném území nezávisle na vzdálenosti – vektorem zvěře.

Stanovit disperzní možnosti druhu lze mnoha metodami, ale všechny mají své nedostatky. Proto jsem se pokusila schopnost šíření odhadnout metodou rozmístění pastí (např. Bullock et Clarke 2000, Olivier et Didier 2005), modelem PAPPUS (Tackenberg 2003, Tackenberg et al. 2003a) a pokusem se zvířecími kůžemi (např. Fischer et al. 1996, Mouissie 2004). První dvě zmiňované metody předpokládají šíření větrem. Semena *J. montana* sice nemají žádné specializované struktury, které by ukazovaly na šíření větrem, nicméně jsou dost malá (0.8 x 0.4 mm, váha 23-26 µg (Parnell 1985)), a lze tedy očekávat, že se větrem šíří (např. Bullock et Clarke 2000, Tackenberg et al 2003a). Na základě výsledků těchto metod jsem se pokusila odhadnout parametry křivek, které šíření semen větrem popisují.

Vektor zvěře byl zjišťován pokusem se zvířecími kůžemi. Z výsledků tohoto pokusu jsem odhadovala proporci semen šířících se na srsti zvířat náhodně po celé ploše území, nezávisle na vzdálenosti. Představa o šíření semen, které je nezávislé na vzdálenosti, vychází z předpokladu, že území, kde simulace probíhá, je relativně malé ve srovnání se vzdáleností, kterou daná zvířata dokáží projít a že přichycená proporce semen se buďto uvolní ještě na stanovišti, kde došlo k jejich přichycení, nebo se udrží, a že v tom případě je jejich uvolnění dílem náhody.

Metody odhadující disperzní možnosti druhu založené na různých vektorech šíření byly zahrnuty jednak proto, že druhy jsou často schopny šířit se více než jedním vektorem (Pakeman 2001) a jednak proto, že výsledky šíření těmito dvěma vektory se spíše doplňují,

než aby se vzájemně nahrazovaly. Zatímco první dvě metody (vektor větru) budou dobře odhadovat šíření druhu na kratší vzdálenosti, metoda odhadu proporce semen šířené na zvířatech je metodou odhadující šíření na velké vzdálenosti, tzv. dálkové šíření. Právě to může mít pro přežívání druhu ve fragmentované krajině zásadní význam (např. Tackenberg 2003, Herben et al. 2006).

### **Lapací pokus**

Lapací pokus (Bullock et Clarke 2000, Olivier et Didier 2005) spočívá v umístění lapačů (pastí) nebo i ve sběru vzorků půdy (na jejímž povrchu jsou semena) pomocí Kopeckého válečků ve výseči nebo okolo plodících jedinců. Vždy je ale nutné umisťovat lapače tak, aby každá řada pastí měla stejnou pravděpodobnost, že do ní semena spadnou (Obrázek 8). Je-li vzdálenost řady dvojnásobná, musí obsahovat i dvojnásobný počet lapačů (Bullock et Clarke 2000), jak vyplývá ze vztahu pro výpočet délky kruhového oblouku (Mikulčák et al. 1988)

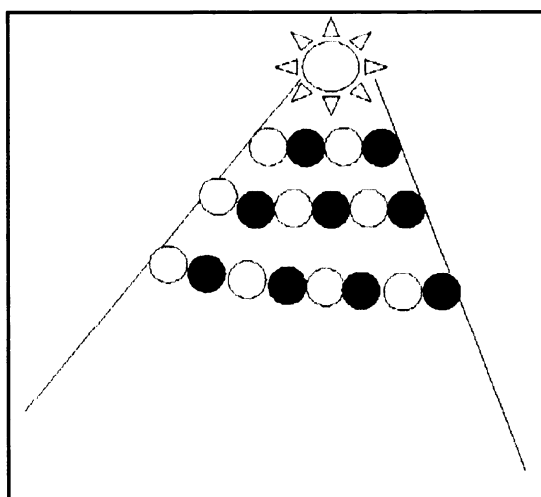
$$a = \frac{2\pi r}{360^\circ} \cdot \alpha,$$

kde  $\alpha$  je velikost úhlu ve stupňové míře, v němž se umisťují lapače,  $r$  je poloměr kružnice (vzdálenost řady od plodícího jedince) a  $\pi$  je Ludolfovo číslo. Rozestup řad pastí mezi sebou se odvíjí od celkového množství pastí, které chceme rozmístit, a toho, do jakých vzdáleností mají být umístěny.

Podle množství semen (či vyklíčených semenáčů) pocházejících z lapačů (Kopeckého válečků) z určitých vzdáleností lze zkonstruovat křivku šíření.

Výhodou této metody je obdržení čistě terénních dat, která v sobě nesou informaci o charakteristice semen (rychlost „padání“ semene) a charakteristikách rostlin (výšku, ze které je semeno „vypouštěno“). Zároveň v sobě zahrnuje charakteristiku krajiny (svažitost terénu, otevřenost krajiny apod.) a působící klimatické podmínky, což se nejen těžko zjišťuje, ale i obtížně začleňuje do jakéhokoli modelu šíření.

Na druhou stranu může být výsledek lapacího pokusu ovlivněn náhodnými klimatickými jevy, a může tak přeceňovat, popř. podceňovat schopnost



Obrázek 8. Schematické znázornění lapacího pokusu. Sluníčko je rostlina, ze které se šíří diaspory. Různobarevná kolečka jsou lapače (válečky) a jejich rozestupy. (obr. Zuzana Münzbergová).

disperze daného druhu. Je závislý na dostatečně velké produkci semen druhem. A v neposlední řadě je tato metoda do určité míry omezena vzdáleností, do které se trychtýře dají umísťovat (popř. Kopeckého válečky sbírat), což znemožňuje získat informace o dálkovém šíření, které je pro dynamiku druhu v krajině klíčové.

V létě 2005 (před dobou plodu) jsem na jedné z lokalit *J. montana* rozmístila v kruhové výseči 55 pastí (trychtýřů o průměru 10 cm) do vzdálenosti 1.8 m od plodících jedinců. Po odplození jedinců a vysypání semen byly pasti vykopány a jejich obsah se nechal klíčit ve skleníku na Petriho miskách. Semenáčky, které se v miskách po relativně krátké době objevily, byly příliš malé a nežily dost dlouho, aby je bylo možno jednoznačně určit. Kromě toho, hladký průběh pokusu byl narušen již v terénu. Některé pasti byly vykopány zvěří (patrně), některé se úplně ztratily.

Proto jsem se v listopadu 2006 uchýlila k jiné, rychlejší variantě. Po odplození jedinců *J. montana* jsem na jejích populacích sebrala pomocí Kopeckého válečků tři sady vzorků půdy. 2 sady byly po 72 válečcích do vzdálenosti 4 metrů od plodících jedinců. Rozestup mezi řadami byl 0.5 m, přičemž první řada začínala právě v 0.5 m od plodících jedinců. Třetí sada se sestávala ze 100 válečků rozmístěných do vzdálenosti 3.8 metrů. Rozestup mezi řadami byl 0.4 m, přičemž první řada začínala ve vzdálenosti 0.2 m od plodících jedinců.

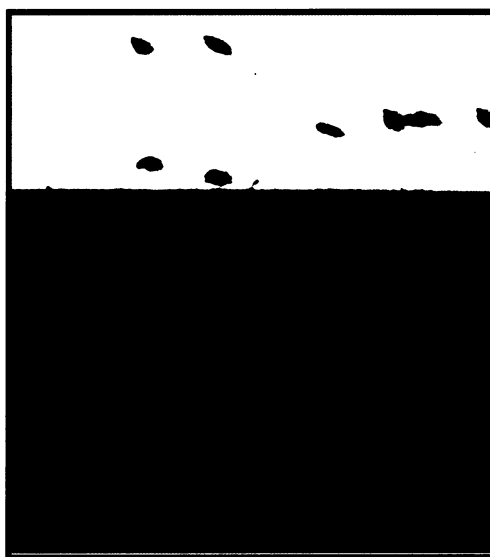
Tyto dva designy sběru se vzájemně lišily i šířkou výseče. Sady o 72 Kopeckého válečcích byly sbírány v relativně úzké výseči. Bylo tedy jasné, že v bližších řadách se chytne menší množství semen. Zároveň ale mohla být poslední řada umístěna ve větší vzdálenosti. Sada o 100 sběrech lépe pokrývala širší výseč (řady byly více u sebe, do kratší vzdálenosti, ale do větší šířky), a měla tedy zachytit větší množství semen. Zároveň byla poslední řada umístěna do menší vzdálenosti. Různá šířka výseče mohla být rozhodující. Sebraná semena ve vzorcích půdy se totiž ještě nechávala klíčit v květináčích (pod širým nebem). Při klíčení se mohlo stát, že ze sběru s malým množstvím semen by žádná nevyklíčila, popř. by vyklíčila v nějakých vzdálenostech tak, že by jimi proložená křivka nedávala smysl.

Na jaře 2007 jsem odečetla počet semenáčů vyklíčených z jednotlivých půdních vzorků. Pro každou sadu odběrů Kopeckého válečků jsem ze vzorků téže řady (vzdálenosti) spočítala průměrný počet „chycených“ semenáčů. Vzdálenosti řad od plodících jedinců jsem transformovala na jednotky modelu; model pracuje s vlastní jednotkou velikosti území, která je rovna 1. Reálná délka simulovaného území je 1824 m, takže transformace jednotek vzdálenosti probíhala takto: vzdálenost řady v metrech/1824.

Takto upravenými daty jsem v programu SPSS (2002) prokládala křivky: hyperbolu [ $y = a / (b * x + c) ** d$ ], exponenciálu [ $y = a * \text{EXP}(- b * x + c)$ ] a jejich součet, a zjišťovala tak koeficienty těchto rovnic. Proložení křivky každou sadou Kopeckého válečků jsem tak dohromady získala tři různé disperzní křivky *J. montana*.

### PAPPUS

Model PAPPUS (Tackenberg 2003, Tackenberg et al. 2003a) je také metoda zjišťující šíření daného druhu větrem. Na rozdíl od lapacího pokusu vychází ze znalosti specifického parametru semene – *terminal velocity* (rychlost „padání“ semene) – a specifického parametru rostliny – výšky, ze které se semeno uvolňuje (Tackenberg 2003, Tackenberg et al. 2003a, Soons et al. 2003a). S těmito vstupními informacemi pak model simuluje šíření semen v „kybernetické“ krajině, která je nastavena na konkrétní oblast v Německu a využívá velmi



Obrázek 9. Semena *J. montana*.

podrobná německá klimatická data (více Tackenberg 2003). Tím může docházet ke zkreslení disperzních možností druhu.

Proč tedy vůbec PAPPUS používat, když do něj nevstupují ani horažďovická krajina, ani tamní klimatická data? Na modelu je výjimečné zahrnutí velmi podrobných dat o rychlostech a směrech větru – zahrnuje i stoupavé víry, které mají pro šíření semen značný význam. Tento model ve srovnání se „stochastickými“ a ostatními „mechanickými“ modely šíření nepodceňuje tolik dálkové šíření (>100 m), které je pro druhy tak důležité (Tackenberg 2003).

Výšky rostlin jsem zjišťovala v roce 2005: na každé demografické populaci jsem změřila výšky alespoň 100 květonosných prýtů. Semena vždy z téže populace jsem použila na odhad *terminal velocity*. Měřila jsem dobu jejich pádu k zemi z definované výšky (Maurer et al. 2003, Tremlová-Blažková 2005) – 1 metru. Pokus jsem realizovala pro alespoň 5 semen z každé demografické populace, přičemž pro 1 semeno jsem pokus třikrát opakovala. Pokoušela jsem se měřit rychlost padání semene i ze 2 metrů, ale z tak „velké“ výšky nebylo vždy možné vysledovat dopad tak malého semene.

Průměrné hodnoty *terminal velocity* a výšky rostlin byly zaslány panu O. Tackenbergovi. Ten pomocí svého modelu PAPPUS nasimuloval šíření a zjistil, jaké proporce semen se šíří do jakých vzdáleností, a tato data mi zaslal.

Po transformaci vzdáleností na jednotky modelu (viz Lapací pokus), jsem obdrženyými daty prokládala křivky (exponenciálu, hyperbolu a jejich součet) v programu SPSS (2002), analogicky k datům obdržených z lapacího pokusu.

### Vektor zvěře

Jako další možný vektor šíření pro modelový druh se nabízel vektor zvěře. Můj cíl byl odhadnout, jaká proporce semen je schopna se jím šířit. Tato proporce se v modelu pohybuje po celém simulovaném území, nezávisle na jakékoliv křivce šíření, tj. nezávisle na vzdálenosti. Semena se mohou náhodně dostat na kterékoli místo simulovaného území.

Semena *J. montana* jsou naprosto hladká, a tak se nezdá, že by se mohla na srsti zvířat šířit. Ale Fischer et al. (1996) ukázali, že i hladká semena jsou schopna se na zvířecí srst uchytit. Navíc tobolky, ve kterých semena dozrávají, končí měkkými cípy. Bylo tedy možno předpokládat, že se na srst uchycují buď semena, nebo tobolky, nebo celé květní hlávky.

Jestliže se na šíření studovaného druhu má výrazně podílet i zvěř, pak musí jít o zvířata dost velká (aby se na jejich povrch těla mohlo nalapat dost semen) a pohyblivá (aby přispívala k šíření mezi populacemi). Ve studovaném území tomuto popisu odpovídají jen tři velcí savci – divoká prasata (*Sus scrofa*), srny (*Capreolus capreolus*) a zajáci (*Lepus europeus*). Ale jelikož se mi nepodařilo sehnat zaječí kůži, musel být pokus realizován pouze s druhými dvěma. Přesto se úvahy o proporcí semen šířících se zajáci ve výpočtech také odrazily (viz níže).

Výpočet celkové proporce semen šířících se na zvířatech, která vstupuje do modelu, je

$$P = \sum_z (PS_z \cdot PA_z \cdot N_z \cdot T),$$

kde  $PS$  je proporce semen schopná uchytit se na daný druh zvířete  $z$ ,  $PA$  je proporce území, s níž přichází druh zvířete  $z$  do kontaktu za časovou jednotku  $T$ ,  $N$  je počet zvířat určitého druhu  $z$  v ploše simulovaného území, a  $T$  je počet dní, během nichž k přenosu semen dochází.

*T – doba šíření semen*

Nenašla jsem žádné informace o počtu dní, v nichž dochází k přenosu zralých semen. Jediný Parnell (1985) udává pouze dobu, kdy se semena šíří nejvíce – v pozdním podzimu. Z osobního pozorování ale vím, že zralá semena se z hlávek velmi snadno uvolňují. Proto si nemyslím, že by vydržela v hlávce déle než měsíc. Když se uvolní a spadnou kamsi do

vegetace, je nepravděpodobné, že by ještě přišla do kontaktu se zvířetem. Na to jsou příliš malá. Pokud ke kontaktu dochází, pak zřejmě tehdy, dokud jsou zralá semena ještě v hlávce.

Ve výpočtech jsem tedy jako délku doby, kdy dochází k šíření semen, uvažovala 30 dní.

#### *PS – na srsti uchycená proporce semen*

Odhad proporce semen schopné uchytil se na zvíře (*PS*) byl prováděn terénním pokusem (např. Fischer et al. 1996, Mouissie 2004). Na stanovišti se kůže tiskla na plodné jedince *J. montana*. U těchto jedinců byl nejprve zjištěn počet plodných hlávek, který byl později ve výpočtech převeden na počet semen (pro výpočet jsem použila údaj o průměrném počtu semen na hlávku). Potom se kůže vyčesala do připraveného pytle. Jeho obsah se roztrídil a zjištěný počet nachytaných semen se přepočítal na proporcii z celkového počtu semen při pokusu. Tak jsem získala proporcii semen zachycenou na kůži zvířete v případě, že se zvíře dostane do kontaktu s rostlinou.

Jelikož pro zajíce nemohl být tento pokus realizován, předpokládala jsem v dalších výpočtech, že jeho *PS* je shodná se srnčí, neboť srst obou druhů je spíše jemná ve srovnání s tuhou srstí divokého prasete, a proto by se i proporce semen chycené na jejich srst mohly navzájem podobat.

#### *PA – plocha pohybu zvířete*

Výpočet proporce „kontaktního“ území (plochy pohybu zvířete v území) je

$$PA = \frac{A_K}{A_U},$$

kde  $A_K$  je velikost „kontaktní“ plochy zvířete v území,  $A_U$  je celková plocha zájmového území.

Pro výpočet *PA* jsem uvažovala dva extrémní případy  $A_K$ :

1) Zvíře si lehne na jakékoli místo simulovaného území, a to jen jednou denně, takže „kontaktní“ plocha je rovna ploše „lehu“ zvířete; u srnčí a černé jsem počítala s plochou  $1 \text{ m}^2$  a u zajíce  $0.25 \text{ m}^2$ .

2) Zvíře prochází určitou plochu území, které je celé „kontaktní plochou“. Zde jsem musela předpokládat, že semena se při chůzi chytají stejně „dobře“, jako když si zvíře lehne. Původně jsem chtěla propočítat plochu prochozeného území na základě znalosti průměrné rychlosti pohybu zvířete a jeho denní aktivity. Spoléhal jsem na data telemetrických měření uveřejněných v různých článkách. Jak se ale ukázalo, studie používající *radio-tracking* nejsou



zaměřeny na zjišťování rychlosti pohybu zvířete, ale na stanovení jejich teritoria, areálu ve kterém se pohybují (*home range*). Proto jsem učinila následující předpoklad: zjištěná *home range* je plocha, jejíž všechny body navštíví zvíře během jednoho měsíce právě jednou.

V různých člancích jsem pro všechny zájmové druhy zvířat našla několik hodnot *home range* a z těch jsem pak spočítala průměrnou hodnotu pro daný druh (viz Tabulka 1). Pokusila jsem se propočítat, kolik km by zvíře denně muselo ujít, aby za měsíc prošlo plochu svého *home range*. Abych přepočítala plochu území na vzdálenost, předpokládala jsem, že šířka zajíce je 0.25 m, srny 0.5 m a prasete 0.5 m. Touto cestou jsem získala následující čísla: zajíc by musel denně urazit asi 36 km, srna 10 km a divoké prase 52 km. Je to samozřejmě jen má domněnka, ale nepřipadá mi pravděpodobné, že by vzdálenosti, které tato zvířata denně projdou, mohly být tak vysoké (nebo dokonce vyšší).

Proto jsem se definitivně rozhodla, že plochu *home range* použiji jako maximální odhad plochy, kterou je zvíře schopno projít během jednoho měsíce. Pak musela být ve výpočtu celkové proporce  $P$  adekvátně použita proměnná  $T$ .

Tabulka 1. Publikované hodnoty *home range* (ha) pro zajíce, srnčí zvěř a divoká prasata. V tabulce je uvedena hodnota průměru všech uvedených *home range* pro daný druh zvířete. Pokud autoři měřili zvláště *home range* pro samice a samce, a zároveň neuvádějí celkový průměr, jsou v tabulce uvedeny obě hodnoty.

Zvíře	Home range		Autor	Průměr
Zajíc	21		Rühe et Hohmann (2004)	27.2
	37.4	23.2	Broekhuizen et Maaskamp (1982)	
Srnčí	21.7		Saïd et al. (2005)	15.3
	8.8		Tufto et al. (1996)	
Divoké prase	24.9		Russo et al. (1997)	77.9
	140	80	Saunders et Kay (1991)	
	65		Janeau et Spitz (1984)	

#### $N$ – počet zvířat

Počet zvířat v ploše simulovaného území v době, kdy dochází k šíření semen, jsem odvozovala z Ročních výkazů o honitbě, stavu a lovu zvěře, pro honitbu Třebomyslice (Příloha 1). Z nich jsem vypočítala průměrné množství srnčí, černé a zajíců na ploše simulovaného území v letech 2002-2005, a to jsem použila.

Výkazy uvádějí počty zvířat na jaře. Počet zvířat na podzim, kdy už dochází k jejich odstřelu, znám není. Zároveň výkazy uvádí celkový počet odstřelených zvířat. Předpokládala jsem tedy, že v době šíření semen je  $\frac{1}{2}$  nakonec odstřelených zvířat ještě naživu. Počty zvířat v ploše simulovaného území tedy jsou: 11.6 kusů srnčí, 1.7 divokých prasat a 16.2 zajíců.

### **3.3. Stanoviště vhodná pro *J. montana***

Cílem metodiky této části práce bylo získat informaci o rozmístění všech vhodných stanovišť v simulovaném území, která by vstupovala do modelu.

Vhodnost stanovišť byla určována pomocí sebraných dat o abiotických podmínkách stanovišť a jejich druhovém složení – Bealsovým indexem (Münzbergová et Herben 2004) a Ellenbergovými hodnotami (Ellenberg 1988). Každá z těchto tří metod umožňuje stanovit míru vhodnosti každého stanoviště pro modelový druh. Takto lze odlišit neobsazená nevhodná stanoviště od neobsazených vhodných.

Jako další metodu určení vhodnosti stanovišť jsem použila terénní výsevový pokus (např. Münzbergová 2004, Ehrlén et al. 2006), s úmyslem použít jeho výsledky k porovnání se závěry o vhodnosti stanovišť předchozích metod a vybrat ty, které vhodnosti stanovišť odhadují lépe.

Ve studovaném území bylo lokalizováno 128 stanovišť se studovanými společenstvy (viz kapitola 2.2). Na těch probíhal sběr dat pro všechny metody. Jsou mezi nimi všechna ta, která se nacházejí v simulovaném území (tj. na kterém probíhala simulace), ale i ta, která jsou simulovanému území ne příliš vzdálená, a zvyšují tak v souboru počet stanovišť s výskytem studovaného druhu.

Pro každé stanoviště jsem zaznamenávala jeho pozici v několika místech tak, aby mohlo být v programu ArcMap 9.1 (ESRI 2005) převedeno na odpovídající polygon. Některá stanoviště sestávala z více polygonů, např. bylo-li stanoviště rozděleno cestou. V takovém případě byl sběr fytoecologického snímku realizován jen na jednom polygonu. Stejně tak abiotická data byla sbírána jen jednou, ale tentokrát na všech polygonech, a to tak, jako by tvořily jeden souvislý polygon.

Vrstva polygonů určených jako vhodné pro *J. montana* pak byla z programu ArcMap 9.1 (ESRI 2005) převedena do kompatibilního formátu modelu.

#### **Abiotická data**

Metoda určování vhodnosti stanovišť na základě abiotických faktorů spočívá ve znalosti abiotických podmínek všech stanovišť studovaných společenstev. Analýzou abiotických podmínek souboru stanovišť lze nalézt neobsazená vhodná stanoviště, a to na základě určení abiotických faktorů, na něž druh váže svoji přítomnost.

Sledovanými parametry, které mi umožnily posuzovat vhodnosti stanovišť, jsou např. sklon, kontaktní vegetace, tvar a velikost stanoviště atp. (soupis sbíraných faktorů viz Příloha 2). Soubor těchto abiotických faktorů je ve většině výběrem z faktorů sbíraných na stanovištích v území Horažďovicka J. Šaškem (2005), neboť se počítalo s možným využitím jím nasbíraných dat. Celkový počet stanovišť se zaznamenanými abiotickými parametry je 128, z toho 22 s prezencí *J. montana*.

K určení pravděpodobnosti výskytu *J. montana* na stanovištích jsem použila v programu S-Plus (2000) metodu logistické step-wise regrese, a testovala jsem tak vztah závislosti výskytu *J. montana* na stanovišti na hodnotách abiotických parametrů stanovišť. V následné logistické regresi jsem zjišťovala hodnoty regresních koeficientů abiotických parametrů vybrané předchozí step-wise regrese.

Následně jsem vypočítala pravděpodobnost výskytu *J. montana* na stanovišti pomocí vztahu (Crawley 2002)

$$p = \frac{\text{Exp}(a + bx + cy + dz \dots)}{1 + \text{Exp}(a + bx + cy + dz \dots)},$$

kde  $a$  je hodnota interceptu,  $b$ ,  $c$ ,  $d \dots$  jsou hodnoty regresních koeficientů jednotlivých parametrů, a  $x$ ,  $y$ ,  $z \dots$  jsou zaznamenané hodnoty těchto parametrů na stanovišti.

Ale již před začátkem logistické regrese se nabízelo několik různých kombinací souboru dat, které pro ni bylo možno použít. Nakonec byly logistické regresi postupně podrobeny všechny následující kombinace souborů dat (viz Tabulka 2), a pro všechny vypočítána pravděpodobnost výskytu *J. montana* na stanovišti.

Tabulka 2. Zdroje datových souborů pro stanovení pravděpodobnosti výskytu *J. montana* na stanovišti (Šašek = J. Šašek; Já = vlastní datový soubor). V tabulce je uveden soubor faktorů a počet stanovišť, vstupující do logistické regrese, a názvy zkratk, pod nimiž jednotlivé varianty datových souborů v textu dále vystupují.

Datový soubor	Použité faktory	Velikost souboru	Zkratka
Já	všechny	128	Abi1
Já + Šašek	společné	128 + 5	Abi2
Já	společné	128	Abi3

Data od J. Šaška (2005) byla použita pro zvětšení souboru stanovišť s výskytem *J. montana*. Při použití tohoto souboru dat pak ale do logistické regrese musí vstupovat méně vysvětlujících faktorů – pouze ty, které jsme měli oba společné (viz Příloha 2).

Soubor jen mých dat, ale s menším množstvím faktorů byl použit pro zhodnocení, že případný úspěch varianty Abi2 je způsoben přidáním dalších dat – stanovišť s výskytem studovaného druhu.

Jelikož každá z těchto variant Abi1-Abi3 poskytla vlastní predikce výskytu modelového druhu na stanovišti, byly ještě jednotlivě srovnávány s výsledkem terénního výsevového pokusu. Měla se tak nalézt ta varianta, jejíž predikce vhodnosti stanovišť pro druh *J. montana* jsou odhadnuté nejlépe.

### **Bealsův index**

Výpočet tzv. Bealsova indexu je metoda určování vhodnosti stanovišť na základě jejich druhového složení. Spočívá ve výpočtu pravděpodobnosti výskytu určitého druhu s ostatními druhy ve snímku, tj. na daném stanovišti (Münzbergová et Herben 2004). K jeho výpočtu je zapotřebí referenční soubor dat. Pak je pravděpodobnost výskytu druhu *j* na stanovišti *i* dána vztahem

$$p_{ij} = \frac{\sum_k N_{jk}}{S_i \cdot N_k},$$

kde  $S_i$  je počet druhů na stanovišti *i* (minus 1, je-li přítomen druh *j*),  $N_{jk}$  je počet společných výskytů druhu *j* a *k*, přičemž  $j \neq k$  v referenčním souboru,  $N_k$  je počet výskytů druhu *k* v referenčním souboru.

Celkem bylo provedeno 128 fytoocenologických snímků<sup>1</sup> studovaných společenstev (viz kapitola 2.2). K hodnocení pokryvnosti jsem použila Braun-Blanquetovu sedmičlennou stupnici (jména druhů podle (Kubát et al. 2002)). Velikost snímků byla nejprve volena různě s ohledem na velikost plochy stanoviště (9 m<sup>2</sup>, 4 m<sup>2</sup> a 1 m<sup>2</sup>), později byla ujednocena na velikosti 1 m<sup>2</sup> (některá stanoviště totiž nedosahovala ani velikosti 2 m<sup>2</sup>).

Data o druhovém složení byla nejprve zpracována databázovým programem TURBOVEG (Hennekens 1996). Posléze byla upravena v programu Juice 6.3 (Tichý 2001), podobně jako referenční soubor snímků.

I zde se nabízelo několik variant výpočtu vhodnosti stanoviště na základě toho, jaké snímky tvořily referenční soubor (viz Tabulka 3).

---

<sup>1</sup> viz CD „Primární data“.

Tabulka 3. Zdroje dat tvořící referenční soubory pro stanovení pravděpodobnosti výskytu *J. montana* na stanovišti (ČNFD = Česká národní fytoocenologická databáze; Šašek = J. Šašek; Já = vlastní datový soubor). V tabulce je uveden počet fytoocenologických snímků tvořící referenční soubor, počet snímků s výskytem *J. montana* a názvy zkratk, pod nimiž jednotlivé varianty výpočtů v textu dále vystupují.

Referenční soubor	Velikost souboru	Počet snímků s <i>J. montana</i>	Zkratka
ČNFD	1754	18	Beals1
Šašek + ČNFD	125 + 1754	15 + 18	Beals2
Já	128	18	Beals3
Šašek	125	15	Beals4
Já + Šašek	128 + 125	18 + 15	Beals5

Zatímco datový soubor 125 snímků J. Šaška (2005) pochází z území Horažďovicka, 1754 použitých fytoocenologických snímků, které poskytla Česká národní fytoocenologická databáze (Chytrý et Rafajová 2003), pochází z oblasti velké asi 60 km x 60 km, jejíž hranice vymezují Plzeň, Klatovy, Písek a Sušice.

Všechny varianty (Beals1-Beals5) poskytly pravděpodobnosti výskytu *J. montana* na stanovišti. Byly podrobeny srovnání s výsledkem terénního výsevového pokusu, aby se rozhodlo, která varianta předpovídá vhodnosti stanovišť nejlépe.

Zároveň v programu S-Plus (2000) byl spočítán test (logistická regrese) závislosti zaznamenaného výskytu *J. montana* na stanovišti na hodnotách pravděpodobností jejího výskytu.

### **Ellenbergovy hodnoty**

Určení vhodnosti stanovišť z Ellenbergových hodnot (Ellenberg 1988) vychází z předpokladu, že tyto hodnoty vyjadřují ekologická optima rostlinných druhů. Souhrn hodnot všech druhů (např. průměr) vyskytujících se na daném stanovišti je pak určitým odrazem kvality daného stanoviště. Tuto hodnotu pro stanoviště lze srovnat s Ellenbergovou hodnotou zájmového druhu a zjistit, jak dalece se liší.

Ellenbergovy hodnoty byly vztahovány k souboru 128 fytoocenologických snímků studovaných společenstev. Ke každému druhu v daném fytoocenologickém snímku (vyjma druhu *J. montana*) byly přiřazeny jeho Ellenbergovy hodnoty (Ellenberg 1988), tj. hodnoty světla, teploty, pH, vlhkosti, kontinentality a obsahu živin.

V rámci snímku byly pak spočteny průměrné Ellenbergovy hodnoty světla, tepla atd. Tyto průměrné hodnoty jsem již dále neupravovala; vzniklo tak 6 prediktorů přítomnosti *J. montana* na stanovišti.

Kromě těchto neupravovaných hodnot jsem vypočítala jejich absolutní odchylky od Ellenbergových hodnot zájmového druhu *J. montana*. Tím vzniklo dalších 6 prediktorů vhodnosti snímku (stanoviště), a tedy celkem 12 prediktorů: hodnoty „neupravené lineární“ a hodnoty absolutní odchylky šesti kategorií (světlo, teplo, vlhkost, kontinentalita, obsah živin a pH).

Všech 12 prediktorů bylo v programu S-Plus (2000) podrobena logistické step-wise regresi: přítomnost studovaného druhu na stanovišti v závislosti na hodnotách 12 prediktorů. Ta vybrala prediktory nejlépe vysvětlující přítomnost *J. montana* na stanovišti. Následná logistická regrese závislosti přítomnosti studovaného druhu na stanovišti na hodnotách vybraných prediktorů poskytla hodnotu jejich regresních koeficientů. Jejich následnou transformací (viz výše oddíl Abiotická data) se pro každé stanoviště vypočítala pravděpodobnost výskytu studovaného druhu.

Predikce vhodnosti stanovišť pro studovaný druh byly opět podrobeny srovnání s výsledkem terénního výsevového pokusu, aby se zjistilo, jak dobře tato metoda (ve srovnání s výše jmenovanými) odhaduje vhodnosti stanovišť pro studovaný druh.

### **Výsevový pokus**

Jde o další metodu určující vhodnost stanoviště. Spočívá ve vysetí semen modelového druhu na jím osídlená i neosídlená stanoviště studovaných společenstev. Tím by se za ideálních podmínek dala stanovit vhodnost stanoviště pro daný druh, a určit tak stanoviště vhodná, momentálně neosídlená. Bylo by také možné odhalit populace, kde je druh přítomen ve velkém počtu, ale situace na stanovišti přestává být příznivá. Taková změna by se projevila na menším počtu vyklíčených a přeživších semenáčů.

Ovšem nevhodnost stanoviště pro daný druh se nemusí nutně projevit ve stádiu semenáče, ale právě tak dobře až v pozdějších fázích rostliny (např. Ehrlén et Eriksson 2000, Münzbergová 2004, Ehrlén et al. 2006), a proto je žádoucí sledovat nejen klíčení semenáčů, ale i jejich další přežívání.

V roce 2005 (přelom září/říjen) byla vyseta semena ze všech tří demografických populací do 21 vegetačně odlišných stanovišť, aby co nejlépe zahrnovala všechny různé typy vegetace souboru fytoecologických snímků sebraných v roce 2005 (*J. montana* byla přítomná ve 3 z nich). Výsev měl stejný design jako výsevy na demografických lokalitách, jen byly do téhož výsevu vysévána semena ze všech tří demografických lokalit: semena každé demografické lokality byla vyseta do 2 plošek (disturbované a nedisturbované). Z jedné demografické

lokality bylo do jedné výsevové plošky vyseto opět 200 semen. Odečet byl proveden na jaře a na podzim 2006.

Data z výsevů byla použita pro posouzení věrohodnosti ostatních metod určujících vhodnosti stanovišť (Abiotická data, Bealsův index, Ellenbergovy hodnoty a všech jejich variant): v programu S-Plus (2000) jsem provedla regresní analýzu (s Poissonovým rozdělením) závislosti počtu semenáčů ve výsevu (varianty: počet semenáčů buď na jaře, na podzim či na podzim + počet na jaře použit jako kovariáta) na hodnotách pravděpodobností výskytu studovaného druhu na stanovištích.

### 3.4. Model dynamiky druhu v krajině

Model dynamiky druhu v krajině (např. Herben et al. 2006, Münzbergová et al. 2005) je program umožňující propojit informace o rozmístění všech vhodných stanovišť zájmového druhu s jeho populační dynamikou (včetně informace o počátečním rozmístění a počtu jedinců v krajině) a disperzní schopností (viz předchozí kapitoly). S těmito vstupními informacemi pracuje v navazujících krocích, a tak simuluje dynamiku druhu na úrovni krajiny.

Lokální populační dynamika je simulována na úrovni stanovišť. Každé buňce je přiřazen populační vektor obsahující počet jedinců v každé velikostní kategorii. Populační růst na stanovišti  $k$  je modelován jako

$$x'_k(t+1) = A_{Q(k)} \cdot x_k(t),$$

kde elementy matice  $A_{Q(k)}$  jsou přechodové pravděpodobnosti mezi velikostními kategoriemi stanoviště kvality  $Q(k)$ .

Následně byl populační vektor  $x'_k(t+1)$  nahrazen populačním vektorem zohledňující hustotní závislost, podle vztahu

$$x''_k(t+1) = x'_k(t+1) \frac{1}{\lambda} \left[ 1 + (\lambda - 1) \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right],$$

kde  $\lambda$  je růstová rychlost matice  $A_{Q(k)}$ ,  $N_k(t)$  je velikost populace (součet všech velikostních kategorií) v čase  $t$  (před multiplikací matice), a  $K$  je maximální počet jedinců na stanovišti, spočítaný jako produkt velikosti stanoviště a maximální hustoty jedinců. Hustotní závislost byla modelována použitím logistické rovnice růstu. Ta ovlivňuje výsledky jen v případě, že se velikost populace blíží nosné kapacitě stanoviště. A jelikož jsem nevěděla, jak doopravdy hustotní závislost vypadá, považovala jsem za nejlepší použít k jejímu popisu právě logistickou rovnici růstu.

Každý prvek vektoru je pak nahrazen náhodně vytaženou hodnotou Poissonova rozdělení, jehož průměr odpovídá hodnotě daného prvku vektoru. Tyto hodnoty vytvořily nový populační vektor  $x_k(t+1)$ .

Environmentální stochasticita byla simulována použitím různých matic pro jednu kvalitu stanoviště. V každém kroku byla 1 matice náhodně vybrána ze souboru matic. Maticím se zároveň může navolit různá pravděpodobnost, že budou vybrány. Předpokládalo se, že environmentální stochasticita bude nezávislá v čase i prostoru.

Model umožňuje používat jak šíření na vzdálenosti závislé (*distance-dependent*), tak i na vzdálenosti nezávislé (*distance-independent*). U *distance-dependent* šíření jsou produkována semena každého stanoviště rovnocenně rozdělena mezi všechny buňky stanoviště a šířena z těchto buněk. Počet semen „přilétávající“ *distance-dependent* šířením do buňky  $i$  je

$$n_i = \frac{1-p}{T} \sum_k \sum_j I_{jk} \frac{x_{0k}}{A_k} \left[ a_1 \exp(-\alpha_1 (d_{ij} + c_1)) + \frac{a_3}{(\alpha_3 d_{ij} + c_3)^\theta} \right],$$

kde  $p$  je proporce semen šířící se nezávisle na vzdálenosti,  $x_{0k}$  je počet semen produkových stanovištěm  $k$ ,  $A_k$  je plocha (počet buněk) stanoviště  $k$ ,  $a_1$ ,  $\alpha_1$ ,  $c_1$ ,  $a_3$ ,  $\alpha_3$ ,  $c_3$ , a  $\theta$  jsou koeficienty disperzních křivek,  $d_{ij}$  je vzdálenost mezi buňkami  $i$  a  $j$ ,  $I_{jk}$  je 1, jestliže buňka  $j$  leží na stanovišti  $k$ , a jinak 0,  $T$  je normalizační konstanta  $\left[ \sum_j \left[ a_1 \exp(-\alpha_1 (d_{ij} + c_1)) + \frac{a_3}{(\alpha_3 d_{ij} + c_3)^\theta} \right] \right]$ ;  $j$  je indexování buněk v síti, a  $k$  je indexování stanovišť.

Pak počet semen „přilétávající“ na stanoviště  $k$  je součet všech přilétávajících semen na buňku  $i$  tohoto stanoviště, následně sečtený s počty všech semen přilétávajících na ostatní buňky daného stanoviště

$$N_{dak} = \sum_i n_i.$$

Počet semen „přilétávající“ na stanoviště  $k$  šířením nezávislým na vzdálenosti (*distance-independent*), je úměrný velikosti plochy stanoviště

$$N_{dik} = p \frac{A_k}{A} \sum_k x_{0k},$$

kde  $p$  je proporce semen šířící se na vzdálenosti nezávisle,  $A$  je celková plocha simulovaného území,  $x_{0k}$  je počet semen produkových stanovištěm  $k$ , a  $A_k$  je plocha stanoviště  $k$  (počet buněk).

Celkové množství semen „přilétávající“ na stanoviště  $k$  je pak součtem  $N_{dak}$  a  $N_{dik}$ .



## Vstupní parametry

### *Populační dynamika a rozšíření druhu v krajině*

Informace o populační dynamice druhu vstupuje do modelu jako soubor matic. V modelu jsou matice náhodně přiřazovány „existujícím“ populacím, a není-li určeno jinak, pak mají všechny matice stejnou pravděpodobnost, že budou přiřazeny jakékoli populaci. Ve všech simulacích které jsem realizovala, měly matice stejnou pravděpodobnost být přiřazeny populaci, kromě analýzy vlivu stochastické  $\lambda$  na výsledek modelu, kde jsem frekvence jednotlivých matic měnila.

Další informací, která je nezbytnou součástí modelu, je nosná kapacita prostředí. Ta omezuje počet jedinců (na stanovišti) těch velikostních kategorií, které se navzájem ovlivňují v růstu. Nosná kapacita prostředí vychází z informace, jaký maximální počet jedinců studovaného druhu je schopen žít na 1 m<sup>2</sup> (zjištěno v terénu – viz kapitola 3.1). Při simulacích jsem v modelu používala pro popis hustotní závislosti logistickou funkci.

### *Disperzní schopnosti*

Informace o schopnosti šíření druhu vstupují ve formě hodnot koeficientů hyperbolické a/nebo exponenciální funkce, popř. jako hodnota proporce semen šířících se nezávisle na vzdálenosti.

Protože výsledkem odhadu disperzních možností *J. montana* bylo několik disperzních křivek, simulovala jsem dynamiku *J. montana* s každou zvlášť a pak porovnávala jejich vliv na výsledek modelu. Stejně tak jsem provedla analýzu sensitivity, jak proporce semen šířící se na zvířatech ovlivňuje výsledek modelu.

### *Vhodná stanoviště*

Na celém území, kde simulace probíhá, byla zaznamenána všechna potenciálně vhodná stanoviště. Simulované území, o rozloze 3 326 976 m<sup>2</sup>, vstupuje do modelu jako čtvercová síť 3648 x 3648 čtverců (1 čtverec = 0.25 m<sup>2</sup>) s vyznačenou polohou vhodných stanovišť. V případě variantních rozhodnutí o rozmístění vhodných stanovišť jsem sledovala vliv těchto rozhodnutí na změnu výsledku modelu. Zároveň jsem provedla i analýzu sensitivity počtu stanovišť na výsledek modelu, a to tak, že jsem nechala odebírat různě velkou proporcí náhodně vybraných stanovišť.

Výsledky všech simulací byly vizualizovány pomocí programu STATISTICA (StatSoft, Inc. 2001).

### **3.5. Druhy s ekologickými nároky podobnými *J. montana***

Za druhy s ekologickými nároky podobnými studovanému druhu (dále jen vybrané druhy), jsem považovala ty, jejichž rozšíření v krajině bylo vázané na vhodná stanoviště studovaného druhu, tedy jejichž procento výskytů v „nevhodných“ stanovištích bylo  $\leq 10$ .

Informaci o rozšíření druhů jsem získala sběrem fytoecologických snímků studovaných společenstev (viz kapitola 3.3).

Protože by byl nesmysl tvrdit, že vzácně se vyskytující druhy jsou na ta či ona stanoviště vázány (jejich výskyt může být dílem náhody), stanovila jsem si podmínku, že vybraný druh se musí vyskytovat alespoň v 10 fytoecologických snímcích.

### **3.6. Podobnost dynamiky vybraných druhů a *J. montana***

V této části práce mě zajímalo, zda při vzájemné podobnosti stanovištních nároků vybraných druhů a *J. montana* je podobná i jejich dynamika v krajině. Na vzájemnou podobnost lze usuzovat v případě, že takové druhy mají podobné klíčové vlastnosti, tj. vlastnosti určující dynamiku druhů v krajině.

Proto jsem nejprve musela zjistit, které vlastnosti určují dynamiku *J. montana* v krajině. To jsem zjistila analýzou senzitivity prvků modelu (Herben et al. 2006), tj. analýzou, při níž se zkoumá, jak jsou jednotlivé části modelu – vlastnosti modelového druhu týkající se jeho populační dynamiky a šíření – citlivé ke změně výsledku simulace. Za klíčové vlastnosti jsou tedy považovány ty, jejichž změna ovlivní výsledek celého modelu.

Po určení klíčových vlastností jsem se snažila pro vybrané druhy vyhledat jejich hodnoty v databázích (LEDA (2007), BIOLFLOR (Klotz et al. 2002), Kew Gardens SID (Flynn et al. 2006)) a literatuře (např. Grime et al. 2007), s tím, že pokud budou podobné hodnotám *J. montana*, bude podobná i jejich dynamika v krajině.

## 4. Výsledky

### 4.1. Populační dynamika a rozšíření *J. montana* v krajině

#### Populační dynamika

Změřená populační data rozdělila jedince studovaného druhu do tří velikostních kategorií: semena, rostliny vegetativní a rostliny fertlní (viz Obrázek 7 – Životní cyklus *J. montana*), na jejichž základě byly sestaveny přechodové matice.

#### *Produkce*

Před sestavením přechodových matic bylo nejprve nutné zjistit, zda se produkce (počet semenáčů) liší v rámci disturbovaných vs. nedisturbovaných plošek stanoviště.

Tento test závislosti počtu semenáčů na přítomnosti disturbance vyšel průkazně (ve prospěch disturbovaných plošek) jak pro jarní a podzimní počet semenáčů, tak i pro přežívání ( $p < 0.001$ ), a to pro oba datové soubory (tj. v němž byly zahrnuty výsevy demografických lokalit ( $df_{error} = 118$ ) a v němž zahrnuty nebyly (navíc použita kovariáta zdroje semen;  $df_{error} = 111$ ). Tabulka 4 ukazuje pro všechny testy, kolik procent variability z celkové variability dat vysvětlila přítomnost disturbance.

Testovaná proměnná	Včetně výsevů d. l.	Bez výsevů d. l.
Jaro	18.23	27.53
Podzim	19.98	23.38
Přežívání	13.77	18.20

Tabulka 4. Procenta vysvětlené variability v testech závislosti počtu semenáčů ve výsevu na přítomnosti disturbance. Testované proměnné: jarní, podzimní a přeživší počet semenáčů v rámci dvou datových souborů (včetně a bez zahrnutí dat demografických lokalit). Všechny testy byly průkazné ( $p < 0.001$ ).

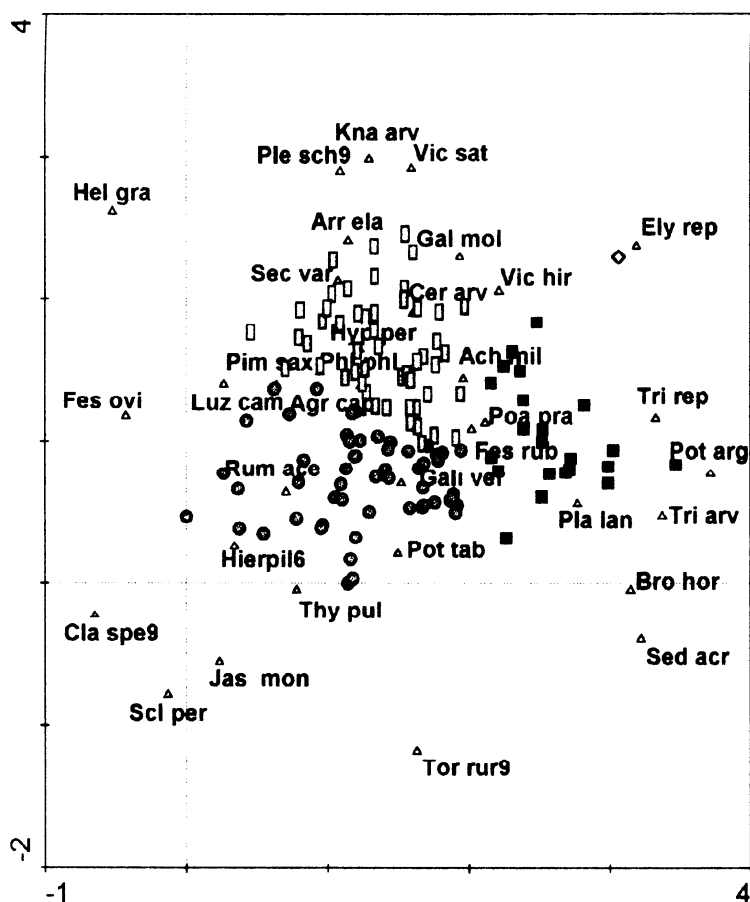
Celkově jsou procenta vysvětlené variability vyšší při vyloučení dat demografických lokalit. To je tím, že výsevy na demografických lokalitách nedopadly pro vliv disturbance tak jednoznačně (viz Příloha 3). Nejvyšší procento vysvětlené variability se v rámci dvou datových souborů liší, což bude opět způsobeno výsledky výsevů na demografických lokalitách. Nejmenší procento ale jednoznačně vysvětlila disturbance při testování přežívajícího počtu semenáčů.

Kompletní výsledky výsevů bez demografických lokalit jsou v Tabulce 8.

#### *Disturbance*

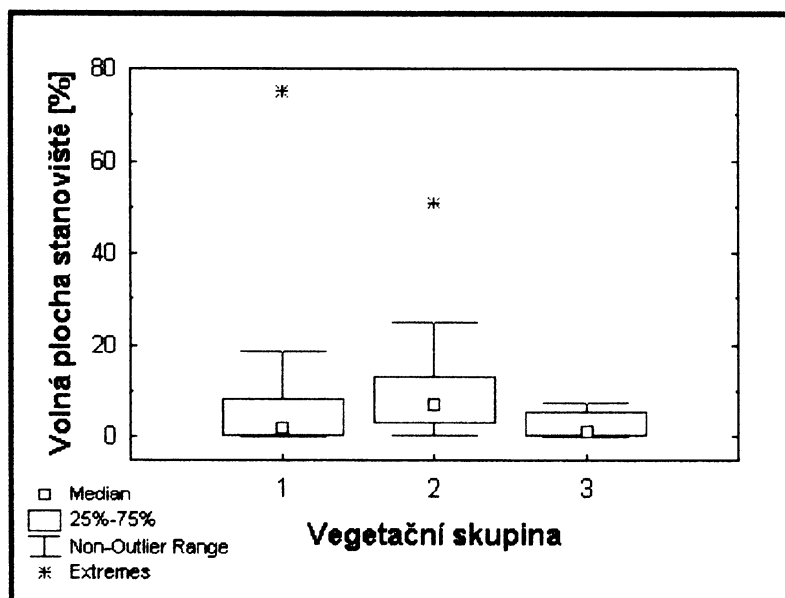
Vzhledem k tomu, že test závislosti počtu semenáčů na přítomnosti disturbance vyšel průkazně, bylo třeba zjistit, jak časté jsou disturbance na stanovištích a zdali se procento

disturbované plochy liší v rámci tří vegetačních skupin vzniklých analýzou TWINSpan. Vztah druhů a vegetačních skupin ukazuje DCA analýza v programu Canoco for Windows (ter Braak et Šmilauer 1998) v Grafu 1.



Graf 1. Analýza DCA fytocenologických snímků studovaného území s vyznačenou příslušností ke 4 vegetačním skupinám (1. osa vysvětlila 7.4%, 2. osa 5.4%). Jedna skupina:  $\diamond$  je zastoupena jen jedním snímkem, a proto byla pro další analýzy sloučena se skupinou snímků jí nejbližších (s výslednou skupinou 1). Tak vznikly celkem 3 skupiny:  $\blacksquare$  skupina 1;  $\bullet$  skupina 2;  $\square$  skupina 3. Vysvětlivky zkratk jmen druhů viz Příloha 7.

Test odlišnosti procenta volné plochy na stanovišti mezi vegetačními skupinami vyšel neprůkazně ( $p = 0.12$ ,  $df_{error} = 27$ ). Rozložení těchto hodnot v rámci vegetačních skupin je patrné z boxplotů v Grafu 2.



Graf 2. Rozložení hodnot procent volné (disturbované) plochy stanovišť (osa y) v rámci jednotlivých vegetačních skupin (osa x).

Jelikož se nepotvrdilo, že by se stanoviště v procentu disturbované plochy lišila mezi různými vegetačními skupinami, zprůměrovala jsem všechny hodnoty procent všech stanovišť bez ohledu na skupinu. Tím jsem získala průměrné procento disturbované plochy pro všechna stanoviště – 7%.

#### *Semenná banka*

Počet vyklíčených semen pro 6 zakopaných monofilových pytlíčků se pohyboval v rozmezí 0-57 (ze 100), přičemž alespoň nějaká semena vyklíčila z každé populace. Protože počty byly příliš variabilní a nespolehlivé – založené jen na 6 pokusech –, rozhodla jsem se dále používat jen průměrnou hodnotu spočtenou ze všech pokusů dohromady.

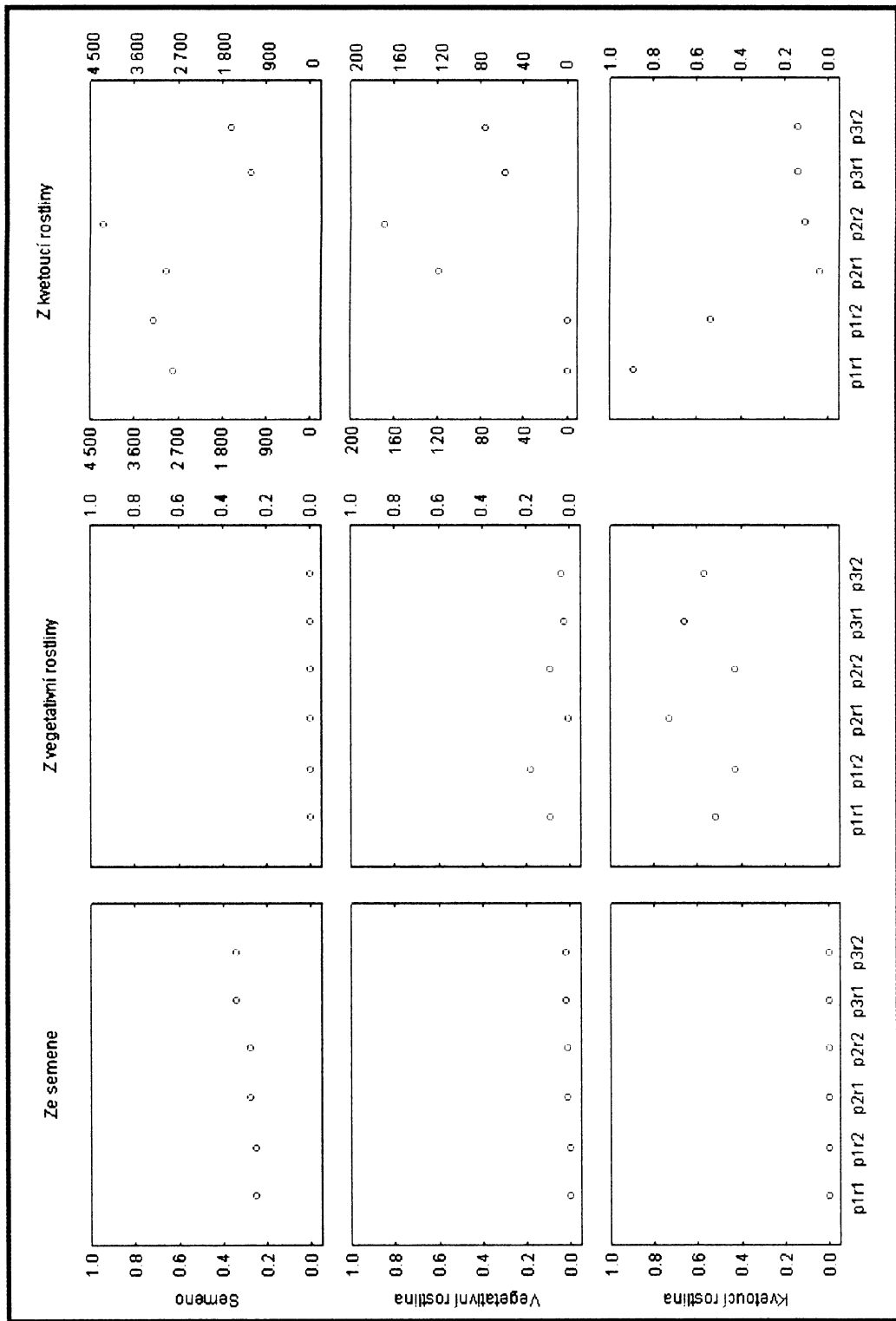
#### *Přechodové matice*

Vzhledem k průkaznému vlivu disturbance na počet semenáčů bylo nutné sestavit pro jeden přechodový interval a jednu populaci vždy dvě matice v závislosti na původu dat o produkci semenáčů (data z ne-/disturbovaných plošek). Takže výsledkem měření na třech demografických lokalitách ve dvou přechodových intervalech bylo 12 matic: 3 populace\*2 přechodové intervaly\*2 managementy stanoviště.

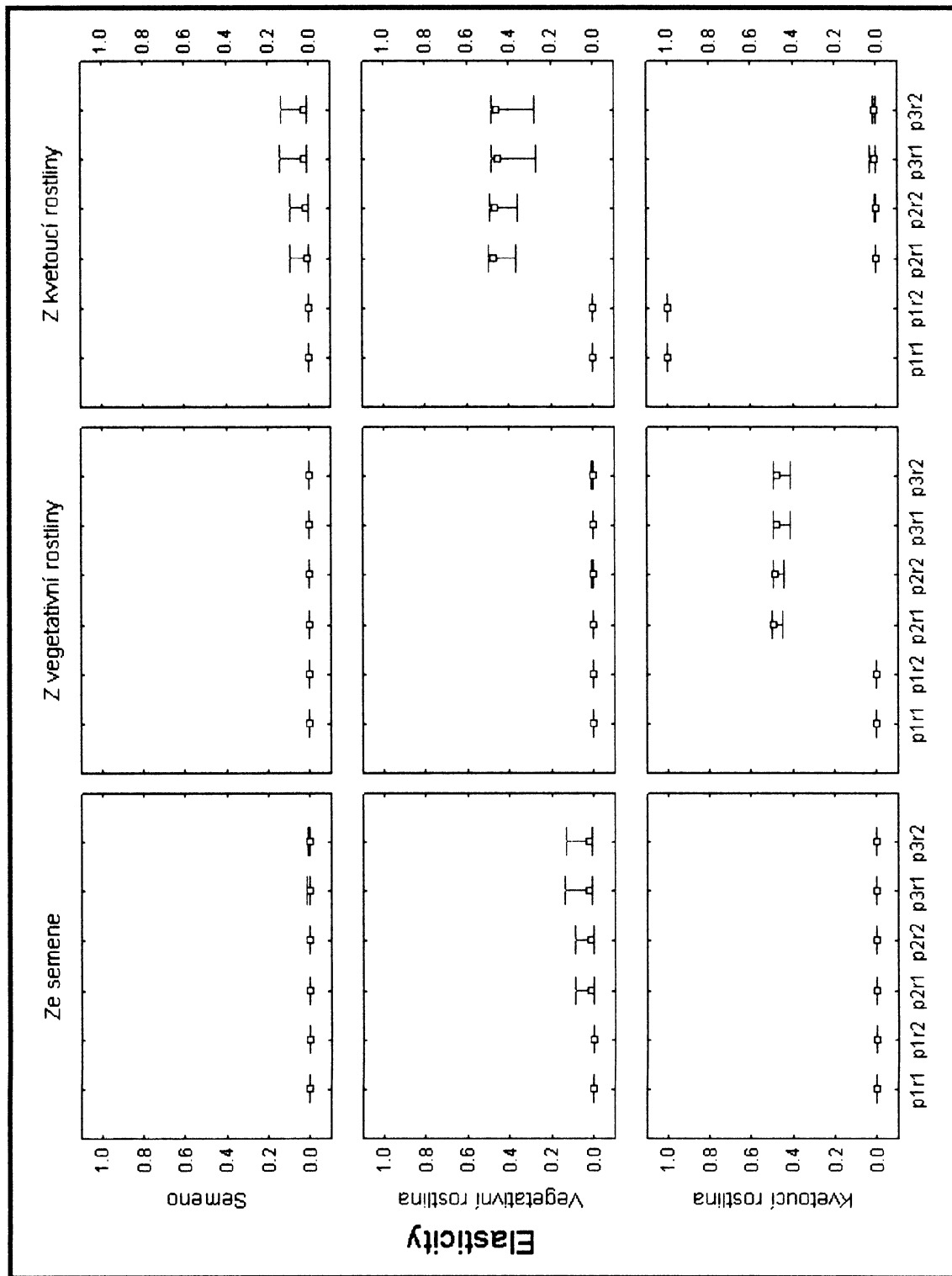
Zároveň jsem prvky matic téže populace a téhož přechodového intervalu (lišící se jen managementem plošky) zprůměrovala váženým průměrem v jednu výslednou matici. Jestliže má každé stanoviště v průměru 7% plochy disturbované, pak prvky „disturbovaných matic“ tvořily 7% hodnot.

Výsledkem zprůměrování 12 matic tak bylo matic 6 (3 populace\*2 přechodové intervaly). Pravděpodobnostní přechody těchto „průměrných matic“ jsou vyneseny v Grafu 3, elasticity přechodů a jejich 95% konfidenční intervaly v Grafu 4.

Graf 3. Pravděpodobnosti přechodů jedinců mezi velikostními kategoriemi u 6 „průměrných matic“ (3 populace, 2 přechodové intervaly).  
 Hodnoty přechodů mezi kategoriemi semeno-kvetoucí rostlina a vegetativní rostlina-semeno = 0. p1r1 = 1, populace a 1. přechodový interval; p1r2 = 1, populace a 2. přechodový interval, atd.

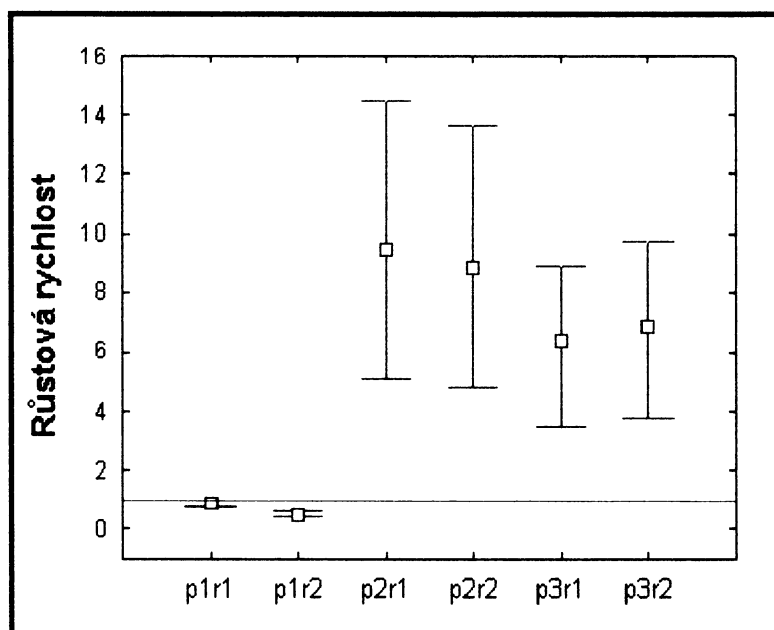


Graf 4. Elasticity a jejich 95% konfidenční intervaly 6 „průměrných matic“ (3 populace, 2 přechodové intervaly). p1r1 = 1. populace a 1. přechodový interval; p1r2 = 1. populace a 2. přechodový interval, atd.



Zatímco pro populaci 2 a 3 obou přechodových intervalů je nejdůležitějším přechodem přechod kvetoucích – vegetativní jedinec (tj. produkce semenáčů), pro populaci 1 je to přežívání kvetoucích jedinců. To je dáno tím, že ve výsevech této populace nebyly žádné semenáče, a tak rostlinám nezbyvá nic jiného, než investovat do přežívání kvetoucích jedinců (viz Příloha 3 – grafy výsevů).

Růstové rychlosti „průměrných matic“ a šířka jejich 95% konfidenčního intervalu jsou zobrazeny v Grafu 5.



Graf 5. Růstová rychlost a její 95% konfidenční interval 6 „průměrných matic“ (3 populace měřené během 2 přechodových intervalů). Hodnota  $\lambda = 1$  je zvýrazněna červenou čarou. p1r1 = 1. populace a 1. přechodový interval; p1r2 = 1. populace a 2. přechodový interval, atd.

Z Grafu 5 je patrné, že růstové rychlosti většiny matic (mimo matic 1. populace) jsou poměrně vysoké ( $\lambda \gg 1$ ), ale zároveň je velká i šířka jejich 95% konfidenčních intervalů.

### Model

Jako informace o různorodém chování populací *J. montana* vstupuje do modelu všech 6 „průměrných matic“ se shodnou pravděpodobností toho, že budou v modelu přiřazeny existujícím populacím.

### Rozšíření *J. montana* v krajině

*J. montana* byla v simulovaném území přítomna na celkem 13 polygonech (1 stanoviště mohlo sestávat z více polygonů (viz kapitola 3.3).

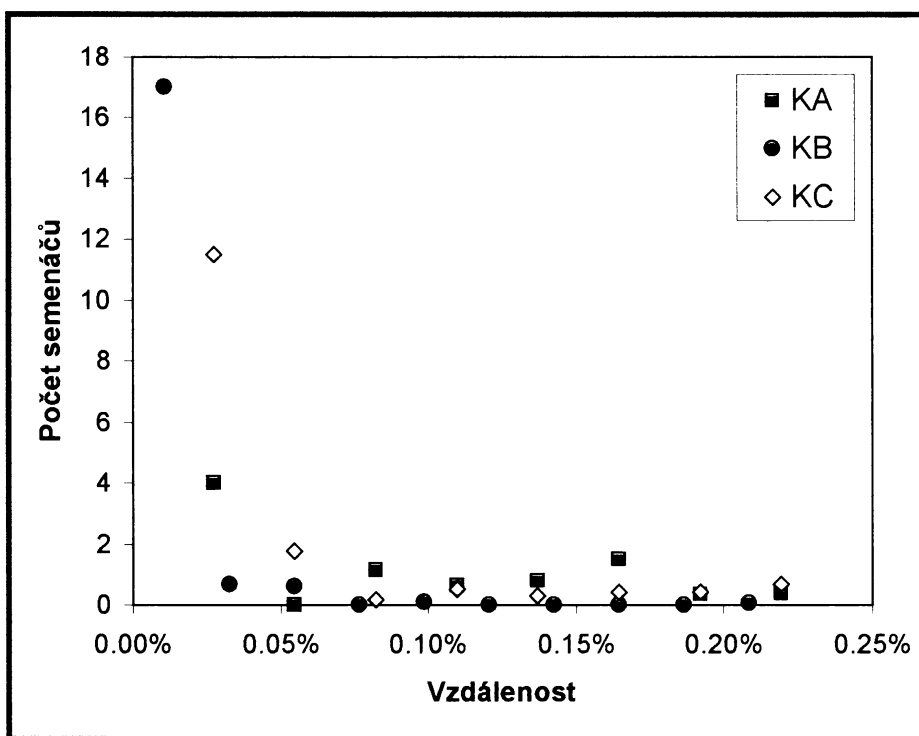


Nejvyšší nalezená hustota vegetativních a/nebo fertlních jedinců *J. montana* je necelých 23 jedinců na 1 m<sup>2</sup>. Přepočteno na plochu celého simulovaného území (3 326 976 m<sup>2</sup>) je maximální kapacita 75 774 125.4 vegetativních a/nebo fertlních jedinců, a přepočteno na 1 čtverec simulovaného území (0.25 m<sup>2</sup>) 5.7 vegetativního a/nebo fertlního jedince. Semena do maximální kapacity započítávána nebyla, protože jsem vycházela z toho, že hustota semen nepodléhá žádné hustotní závislosti.

## 4.2. Schopnost šíření *J. montana*

### Lapací pokus

Počet vyklíčených semenáčů v konkrétních vzdálenostech všech 3 sebraných sad Kopeckého válečků je vynesena v Grafu 6. Sada KA a KC byly sbírány do vzdálenosti 4 m, sada KB do 3.8 m.



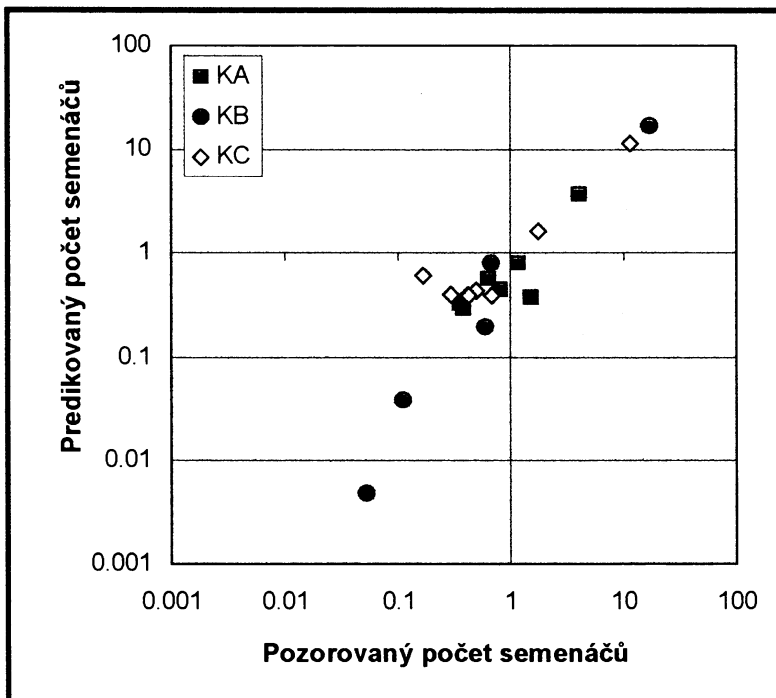
Graf 6. Počty semenáčů (osa y) našířených do určitých vzdáleností (osa x). Vzdálenost je vynesena v procentech délky simulovaného území (100% = 1824 m). Různé symboly od sebe odlišují 3 různé odběry Kopeckého válečků.

Nejlepším proložením pro všechny sady Kopeckého válečků se ukázal součet exponenciály a hyperboly ( $[y = a_1 * \text{EXP}(-\alpha_1 * x + c_1)] + [a_3 / (\alpha_3 * x + c_3)]^{**\theta}$ ). Tabulka 5 uvádí hodnoty všech koeficientů jednotlivých sad Kopeckého válečků a procento variability, které toto proložení vysvětlilo: nejnižšího procenta vysvětlené variability (o 31% méně oproti ostatním dvěma) dosáhla sada KA.

Tabulka 5. Hodnoty koeficientů rovnic popisujících šíření *J. montana* pro 3 sady Kopeckého válečků a výsledky modelu PAPPUS.

Metoda	Hodnoty koeficientů rovnice							Vysvětlená variabilita [%]
	$a_1$	$\alpha_1$	$c_1$	$a_3$	$\alpha_3$	$c_3$	$\theta$	
KA	0.94	0.10	-1.81	4.4E-03	48.80	8.7E-19	1.55	68.77
KB	39.00	1.34	-66.74	3.7E-04	191.50	1.0E-16	2.78	99.92
KC	0.89	3.03	-0.83	2.08E-07	144.24	1.11E-01	9.41	99.71
PAPPUS	0.05	20.00	-7.00	1.69E+00	199.99	4.78E-01	19.99	99.99

Graf 7 ukazuje vztah pozorovaného počtu semenáčů vs. danou křivkou predikovaného (v těch samých vzdálenostech) pro všechny sady Kopeckého válečků.



Graf 7. Vztah pozorovaného počtu semenáčů (osa x) vs. danou křivkou predikovaného počtu semenáčů (osa y) ve stejných vzdálenostech; vizualizace pro 3 sady Kopeckého válečků. Predikované hodnoty semen vychází z nalezené rovnice optimálního proložení, které vysvětlilo u sady KA 68.77% variability dat, u sady KB 99.92% a u sady KC 99.71%

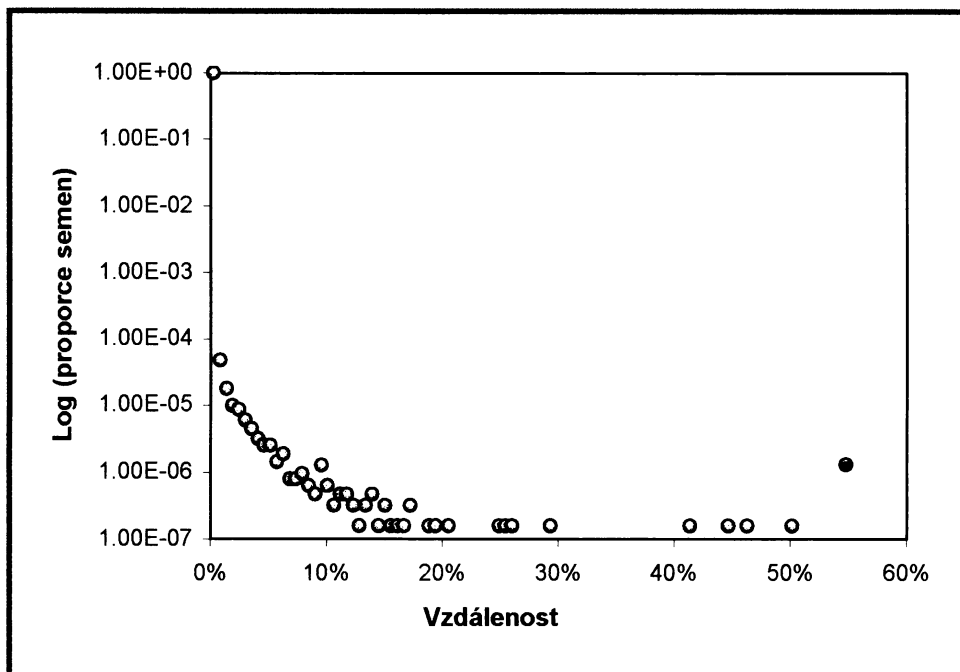
Zatímco predikovaný počet semenáčů sady KB je se zvětšující se vzdáleností spíše podceněný, predikovaný počet sady KC je naopak přeceněný. U sady KA dochází k podcenění spíše v menších vzdálenostech.

### Model

Do modelu dynamiky *J. montana* v krajině byly zahrnuty všechny 3 varianty možnosti disperze, tj. model dynamiky jen s křivkou šíření získanou ze sady KA, KB či KC. Zároveň byl porovnán vliv těchto křivek na výsledek modelu dynamiky *J. montana* v krajině.

## PAPPUS

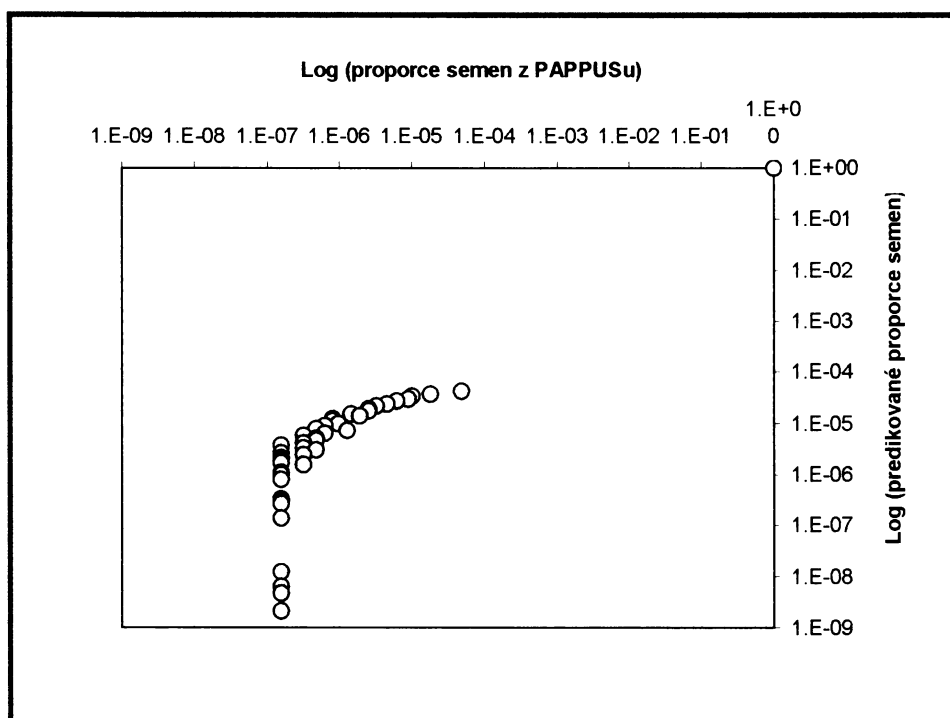
Výsledky modelu PAPPUS – tj. proporce semen našířených do určitých vzdáleností – ukazuje Graf 8.



Graf 8. Výsledky modelu PAPPUS: závislost log (proporce semen) (osa y) na % délky simulovaného území (osa x): 100% = 1824 m. Červeně vyznačený bod je součet veškeré proporce semen, šířící se nad vzdálenost 1 km.

Při hledání optimálního proložení dosáhla nejvyššího procenta vysvětlené variability (99.99%) rovnice součtu exponenciály a hyperboly (hodnoty koeficientů viz Tabulka 5).

Graf 9 ukazuje vztah pozorované proporce semen ku predikovaným ve shodných vzdálenostech. Predikované proporce semen vychází z nalezené rovnice optimálního proložení.



Graf 9. Logaritmus pozorované proporce semen (osa x) ku logaritmu predikované proporce semen (osa y) ve shodných vzdálenostech. Predikované proporce semen vychází z nalezené rovnice optimálního proložení, které vysvětlilo 99.99% variability dat.

Z Grafu 9 je zřejmé, že dané proložení má tendenci v menších vzdálenostech spíše nadhodnocovat proporcí semen ve srovnání s původními daty, zatímco ve větších vzdálenostech ji naopak podhodnocuje.

### *Model*

Do modelu dynamiky *J. montana* v krajině byl výsledek proložení (koeficienty naitované rovnice) vložen jako další, nezávislá varianta disperzních schopností studovaného druhu. Zároveň byl porovnán vliv této křivky na výsledek modelu dynamiky *J. montana* v krajině s ostatními křivkami (získanými z lapacího pokusu).

### **Vektor zvěře**

Protože se zaječí kůží nebyl proveden žádný terénní pokus, nevěděla jsem, jaká proporce semen se na ni může zachycovat. Proto jsem proporcí semen šířící se ve studovaném území pomocí zvěře vypočítala jak pro variantu zahrnující zajíce, tak pro variantu bez nich. Výsledky výpočtu proporce semen jsou uvedeny v Tabulce 6.

Tabulka 6. Proporce semen šířících se ve studovaném území pomocí zvěře. Proporce (Pbez = varianta bez zajíců; Pzajíc = varianta se zajíci) jsou počítány na základě různých předpokladů o velikosti území, které zvíře za měsíc navštíví (Leh = zvíře si lehne jednou za den; Home range = zvíře za měsíc prochází plochu svého teritoria). V tabulce jsou také pro všechny druhy uvedeny: proporce semen schopné uchytiť se na daný druh zvěře (PS), proporce území, s nimiž přichází daný druh do kontaktu (PA), počty zvířat v ploše simulovaného území (N), a proporce semen šířící se na daném druhu zvěře (PZ).

Plocha pohybu zvířete	Leh			Home range		
	Zvíře	Srna	Prase	Zajíc	Srna	Prase
PS	3.97E-03	5.08E-04	3.97E-03	3.97E-03	5.08E-04	3.97E-03
PA	3.01E-07	3.01E-07	7.51E-08	4.6E-02	2.3E-01	8.2E-02
N	11.6	1.7	16.2	11.6	1.7	16.2
PZ	4.1E-07	7.9E-09	1.4E-07	2.1E-03	2.0E-04	5.3E-03
Pbez	4.2E-07			2.3E-03		
Pzajíc	5.7E-07			7.6E-03		

Z Tabulky 6 vyplývá, že za daných předpokladů přispívají k šíření semen v simulovaném území nejvíce zajíci a srnčí zvěř, nejméně pak divoká prasata. Proporce šířených semen se pohybuje v rozmezí od 4.2E-07 do 7.6E-03.

### Model

V modelu byla provedena analýza senzitivity parametru šíření (vektorem zvěře) tak, aby rozsah zadávaných proporcí pokrýval maximální a minimální hodnotu vypočítaných proporcí (tj. proporce semen od 1.E-0.7 až 1.E-0.1). Potom bylo možno vysledovat, zdali krajní hodnoty výpočtu proporce šířících se semen mají vliv na výsledek modelu.

## 4.3. Stanoviště vhodná pro *J. montana*

### Abiotická data

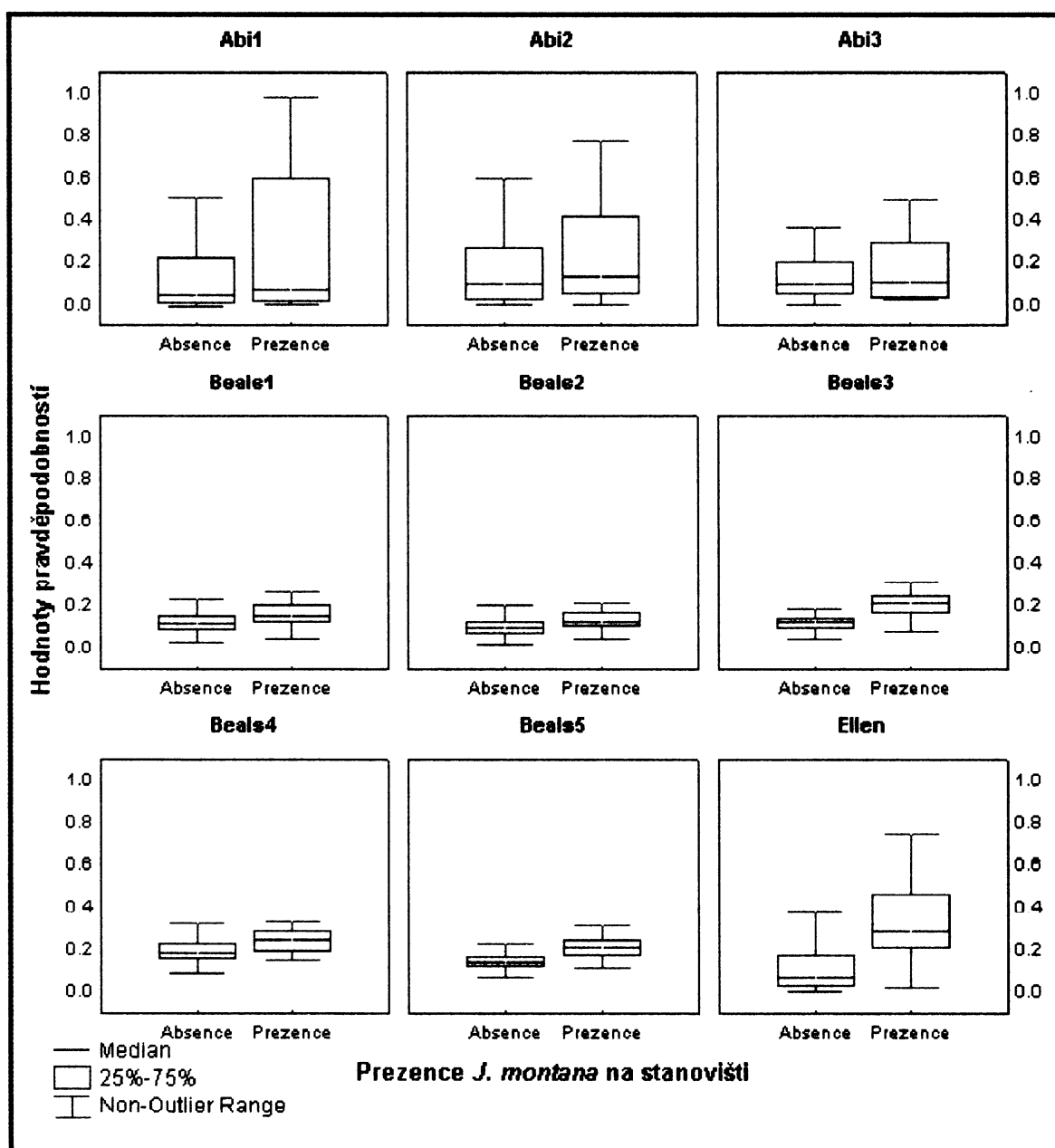
Logistická step-wise regrese závislosti výskytu *J. montana* na stanovištích na hodnotách abiotických parametrů stanovišť vybrala parametry přispívající k vysvětlení modelu. Vybrané parametry společně s procentem variability vysvětlené modelem (pro varianty Abi1-Abi3) jsou uvedeny v Tabulce 7. Korelační matice vybraných parametrů jsou v Příloze 4.

Tabulka 7. Abiotické faktory vybrané step-wise regresí pro různé varianty vstupních dat. + a - ukazují směr závislosti přítomnosti *J. montana* na stanovišti na jednotlivých faktorech. Pokud znaménko chybí, znamená to, že faktor v dané regresí nebyl vybrán. Označená políčka vyznačují faktory, které pro danou variantu vůbec nevstupovaly do analýzy. V tabulce jsou pro všechny varianty uvedeny dosažené p-values, procento variability dat vysvětlené modelem a reziduální počet stupňů volnosti. Vysvětlivky zkratk abiotických faktorů v Příloze 2.

	plo	T1	T2	T3	pol	lou	les	kro	ces	ori	hlp	ster	bal	cen	skl	%	Df	P-value
Abi1	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	36.8	112	0.0001
Abi2		+	+	-	+						-	+	+	+	+	25.7	122	0.0001
Abi3		+	+	-							-	+	+	+		19.9	120	0.0015

Všechny varianty Abi1-Abi3 byly průkazné. Největší procento variability dat vysvětlil model varianty Abi1. Zároveň porovnáme-li dosažené procento vysvětlené variability varianty Abi2 s Abi3, je zřejmé, že další „cizí“ data J. Šáška (2005) (5 stanovišť s přítomností studovaného druhu) přispěla k jednoznačnějšímu výsledku regrese. Přesto je dosažené procento vysvětlené variability této varianty menší, než u varianty Abi1, při níž bylo použito více abiotických faktorů. To tedy znamená, že vůbec nejlepší model by byl datový soubor zahrnující více stanovišť s výskytem *J. montana* a používající abiotické faktory varianty Abi1.

V Grafu 10 je pro varianty Abi1-Abi3 zobrazeno rozdělení pravděpodobností výskytu *J. montana* na stanovištích v rámci 2 skupin stanovišť – s výskytem a bez výskytu studovaného druhu.



Graf 10. Pravděpodobnost výskytu *J. montana* (osa y) na stanovištích s aktuální prezencí a absencí *J. montana* (osa x) – pro metody odhadu vhodných stanovišť Abi, Beals a Ellen a jejich varianty.

Nejvyšší hodnoty pravděpodobností, ale zároveň i jejich největší rozpětí vykazuje varianta Abi1. Opakem je varianta Abi3, kde maximální dosažené hodnoty pravděpodobností jsou nejnižší ze všech variant. U všech variant (Abi1-Abi3) dosahují nejvyšších pravděpodobností stanoviště s výskytem *J. montana*. Zato minimální hodnoty pravděpodobností se v podstatě neliší ani mezi skupinami stanovišť, ani mezi jednotlivými variantami.

Predikce výskytů *J. montana* na stanovištích (všech variant) byly ještě srovnány s výsledkem výsevového pokusu (viz níže), aby se našla ta varianta, jejíž predikce jsou nejlépe odhadnuté.

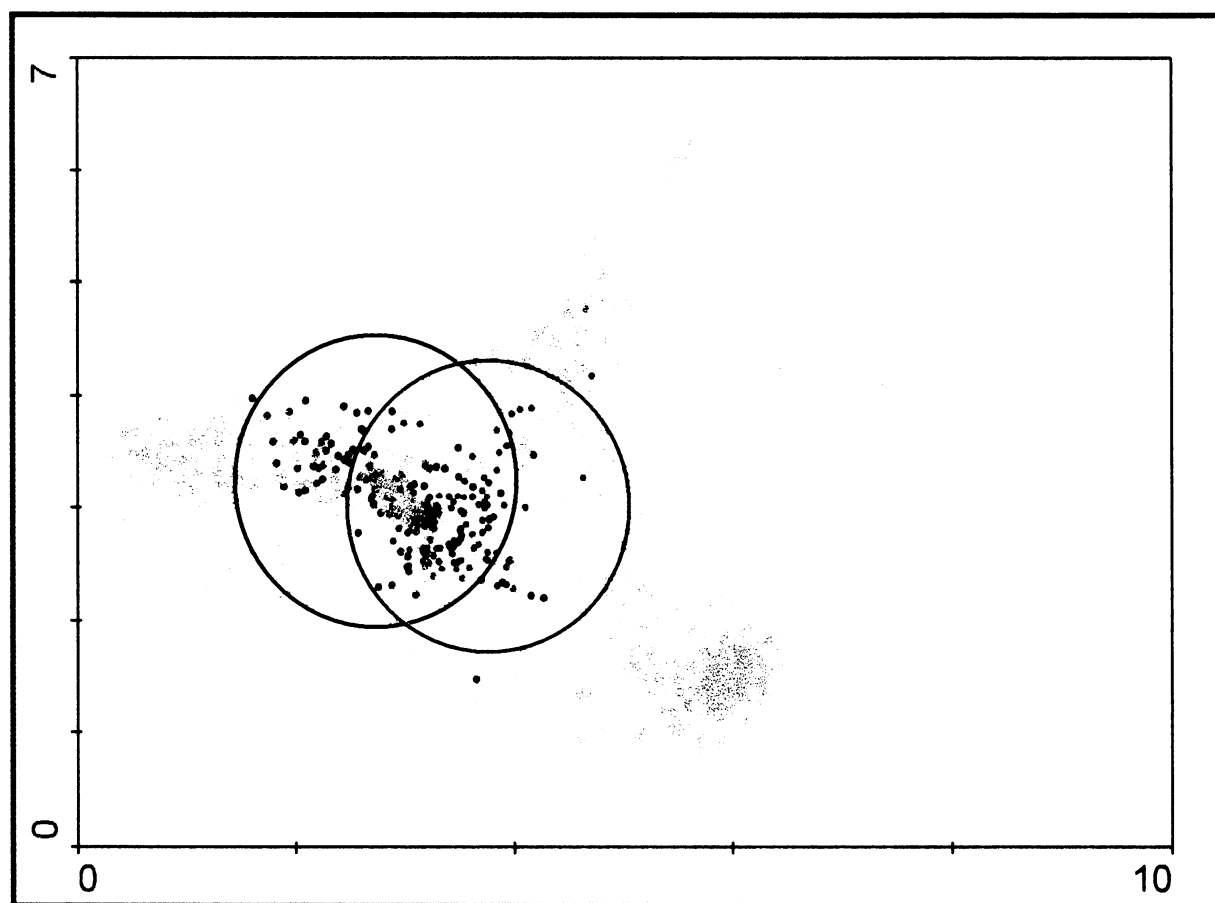
### **Bealsův index**

Rozdělení hodnot pravděpodobností výskytu *J. montana* na stanovišti v rámci všech variant (Beals1-Beals5) je patrné z Grafu 10.

Ve srovnání s ostatními metodami odhadu vhodnosti stanovišť mají všechny varianty výpočtu Bealsova indexu relativně úzké rozpětí hodnot a všechny varianty jsou si dost podobné. Nejvyšších hodnot dosahuje varianta Beals3. U variant Beals3-Beals5 lze pozorovat větší rozdíl (než u variant Beals1 a Beals2) v dosažených spodních hodnotách pravděpodobností stanovišť s výskytem *J. montana* ve srovnání se stanovišti bez výskytu *J. montana*. To je dáno tím, že v referenčních souborech variant Beals1 a Beals2 byly i snímky z České národní fytoecologické databáze (Chytrý et Rafajová 2003). Tyto snímky pocházejí z velkého území, a tak zahrnují různá společenstva, ve kterých se sice horažďovické druhy také vyskytují, ale již v přítomnosti jiných druhů. Snímky nejsou tak homogenní a to u stanovišť s výskytem *J. montana* ústí v celkově nižší hodnoty pravděpodobností.

Z Grafu 11 je vidět rozložení vegetace stanovišť studovaného území a její vztah k fytoecologickým snímkům J. Šaška (2005) a České národní fytoecologické databáze (Chytrý et Rafajová 2003) – analýza DCA v programu Canoco for Windows (ter Braak et Šmilauer 1998). Zobrazeny jsou jen snímky, které se podílely na výpočtu Bealsova indexu.





Graf 11. DCA snímků stanovišť studovaného území ●, J. Šaška ● a České národní fytoecologické databáze ○. Zobrazeny jsou jen snímky podílející se na výpočtu Bealsova indexu – to znamená, že každý snímek obsahoval alespoň 1 druh zaznamenaný v kterémkoli ze 128 fytoecologických snímků studovaného území. 1. osa vysvětlila 3.1% variability z celkové variability dat, 2. osa 2.3%.

Lze říci, že zatímco moje vlastní data, sbíraná na malém území, jsou v rámci nejdelšího gradientu (1. osy) nejvíce homogenní. Jim velmi podobné snímky J. Šaška (2005), pocházející z o něco větší oblasti, jsou už o něco méně. Zato snímky z České národní fytoecologické databáze (Chytrý et Rafajová 2003) vykazují jednoznačně nejdelší gradient (na 1. i 2. ose). Jsou velmi různorodé a velká část z nich je snímkům studovaného území značně vzdálena.

Test závislosti výskytu studovaného druhu na hodnotách pravděpodobností jeho výskytu na stanovištích vyšla na hladině průkaznosti 5% pro všechny varianty průkazně ( $p < 0.001$ ,  $df_{error} = 126$ ). Procento vysvětlené variability variant Beals1-Beals5 je v Tabulce 10. Nejvyššího procenta dosáhla varianta Beals3, nejnižšího Beals1 a Beals2. Důvodem je opět heterogenita snímků (vegetace). Nejjednodušší oddělení vegetace s výskytem a bez výskytu *J. montana* je na nejmenším území, kde se druhy vyskytují ve stále stejném kontextu ostatních druhů. Pak i hodnoty pravděpodobností jsou „pasovány“ na stanoviště s výskytem *J. montana*. Proto Beals3 zákonitě dosahuje nejvyššího procenta vysvětlené variability.

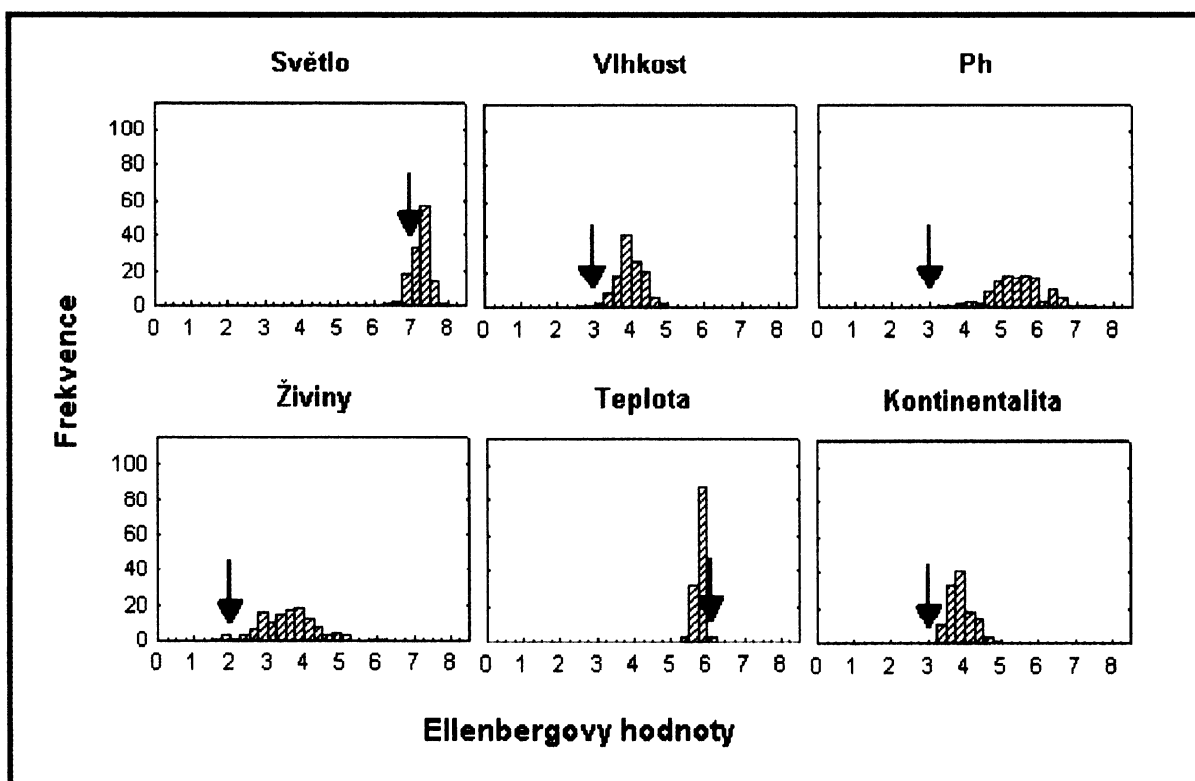
Všechny varianty, Beals1-Beals5, byly ještě podrobeny srovnání s výsledkem terénního výsevového pokusu (viz níže oddíl Výsevový pokus), aby se našla ta, která nejlépe odhaduje hodnoty pravděpodobností výskytu *J. montana* na stanovištích.

### **Ellenbergovy hodnoty**

Regresní analýza závislosti výskytu *J. montana* na stanovišti na Ellenbergových hodnotách byla průkazná ( $p < 0.001$ ,  $df \text{ error} = 123$ , procento vysvětlené variability = 23.07). Parametry, které byly vybrány jako přispívající k vysvětlení modelu, byly neupravované průměrné Ellenbergovy hodnoty světla, vlhkosti, teploty a kontinentality (korelační matice parametrů je v Příloze 4).

Zatímco vztah světla a přítomnosti *J. montana* na stanovišti je v přímé úměře, ostatní parametry vykazují úměru nepřímou. Hodnoty obyčejných průměrů (na rozdíl od absolutních hodnot (viz kapitola 3.3)) byly step-wise regresí vybrány pravděpodobně kvůli tomu, že odpověď *J. montana* na snižování vs. zvyšování hodnot není stejná. K jednomu směru je více tolerantní.

V Grafu 12 jsou pro jednotlivé kategorie Ellenbergových hodnot zobrazeny frekvenční histogramy průměrů všech fytoecologických snímků studovaného území. V grafu jsou vyznačeny příslušné Ellenbergovy hodnoty pro *J. montana*, ležící v rámci rozložení průměrů hodnot fytoecologických snímků spíše na okrajích.



Graf 12. Frekvenční histogramy kategorií Ellenbergových hodnot pro soubor všech fytoecologických snímků studovaného území. Ellenbergovy hodnoty druhu *J. montana* jsou zobrazeny červenou šipkou. Regresní analýza závislosti výskytu *J. montana* na stanovišti na hodnotách Ellenbergových kategorií vybrala jako průkazné přispívající průměrné hodnoty světla, vlhkosti, teploty a kontinentality.

Na základě hodnot vybraných parametrů byla pro každé stanoviště vypočtena pravděpodobnost výskytu *J. montana*. Rozložení těchto hodnot v rámci stanovišť se zaznamenaným vs. nezaznamenaným výskytem studovaného druhu je zřejmé z Grafu 10.

Jako u všech předchozích metod byly ještě vypočítané pravděpodobnosti výskytu *J. montana* na stanovištích podrobeny srovnání s výsledkem terénního výsevového pokusu.

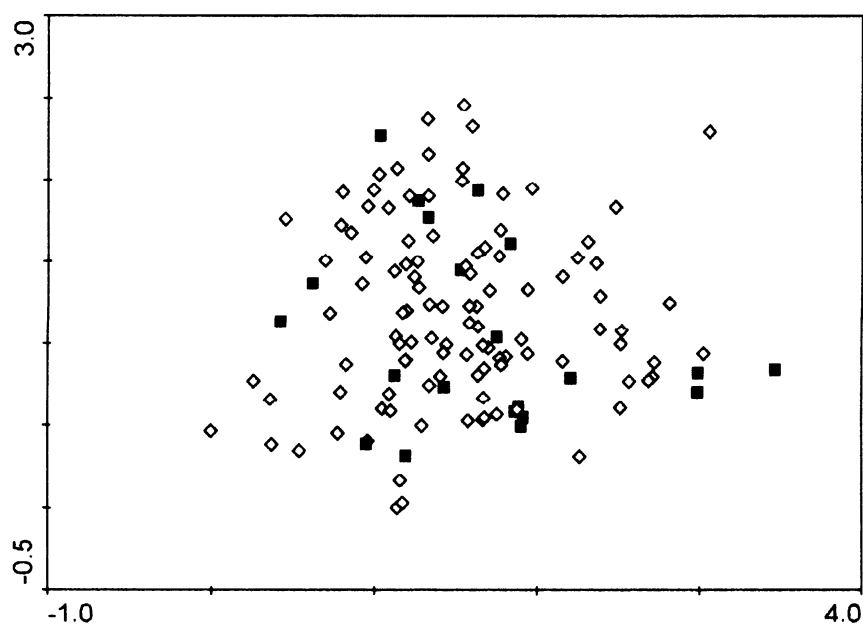
### Výsevový pokus

#### *Zhodnocení výsevů*

Co všechno ukázaly výsevy? Hraje při vzcházení a/nebo přežívání semenáčů roli konkrétní stanoviště, a/nebo zdroj semen? To, že významnou roli hraje management stanoviště (disturbance vs. nedisturbance) je už jasné, ale má nějaký vliv na počet semenáčů také interakce managementu a konkrétního stanoviště nebo zdroje semen?

Tabulka 8 ukazuje výsledky regresních analýz vlivu stanoviště, zdroje semen, disturbance a jejich interakcí na jarní a podzimní počet semenáčů a přežívání semenáčů. V tabulce je u každého testu uvedeno procento variability vysvětlené danou proměnnou a dosažená p-value. V Grafu 13 – DCA fytoecologických snímků stanovišť studovaného území v programu

Canoco for Windows (ter Braak et Šmilauer 1998) – je zobrazen vztah vegetace stanovišť s výsevy k vegetaci studovaného území.



Graf 13. DCA analýza fytoecologických snímků studovaných společenstev. 1. osa vysvětlila 7.4% celkové variability dat, 2. osa 5.4%. Stanoviště, na nichž byl založen výsevový pokus: ■.

Tabulka 8. Vliv proměnných: stanoviště, disturbance, zdroje semen a jejich interakcí na počet semenáčů ve výsevech. Test byl realizován pro různé odečty semenáčů: jarní, podzimní a přežívající (df error = 101, pro interakce 79). U každé proměnné je uvedeno jí vysvětlené procento variability z celkové variability dat a dosažená p-value (průkazné proměnné jsou barevně zvýrazněny). Disturb = management plošky; Zdroj = zdroj vysívaných semen.

Odečet	Proměnná	Vysvětlená variabilita	P-value
JARO	Stanoviště	48.02	<0.001
	Disturb	27.53	<0.001
	Zdroj	5.26	<0.001
	disturb x zdroj	0.90	0.125
	disturb x stanoviště	3.63	0.667
PODZIM	Stanoviště	49.82	<0.001
	Disturb	23.38	<0.001
	Zdroj	0.90	0.025
	disturb x zdroj	0.93	0.022
	disturb x stanoviště	6.33	<0.001
PŘEŽÍVÁNÍ	Stanoviště	51.52	<0.001
	Disturb	19.02	<0.001
	Zdroj	0.38	0.212
	disturb x zdroj	1.10	0.011
	disturb x stanoviště	6.36	<0.001

Výsledky testů ukázaly, že jarní, podzimní i přežívající počet semenáčů se průkazně liší mezi stanovišti. Vliv stanoviště na počet semenáčů je vůbec nejdůležitější ve srovnání s ostatními proměnnými a tento vliv je největší při přežívání.

Disturbance je hned druhou nejdůležitější proměnnou; nejvíce (pozitivně) ovlivňuje počet semenáčů na jaře, méně už podzimní a přežívající počet semenáčů.

Interakce stanoviště a disturbance jsou průkazné jen pro počet semenáčů na podzim a pro přežívání, tzn. že se jarní semenáče na různých stanovištích, ale při stejném managementu chovají stejně. Interakce začínají být důležité až během léta, kdy je kvalita stanovišť (podmínky na stanovišti, jako je vysychavost půd) umocňována přítomností disturbance a extrémnější podmínky mají i větší vliv na podzimní, resp. přežívající počty semenáčů.

Stejně tak vliv zdroje semen na počet semenáčů je největší na jaře a nejmenší při přežívání (dokonce neprůkazný). To znamená, že populace mají různou schopnost vytvářet semenáče, ale v přežívání jsou si rovny.

Opačně fungují interakce disturbance a zdroje semen. Jejich vzájemná podpora nabývá na důležitosti až během léta. Tedy na jaře reagují všechny populace na disturbance stejně, zatímco v podzimním a přežívajícím počtu semenáčů se již projevují rozdíly.

Pokud sečteme všechna procenta vysvětlené variability v rámci jednotlivých odečtů, zjistíme, že dohromady uvedené proměnné byly schopné vysvětlit kolem 80% variability dat.

Tedy, mám-li to shrnout, *Jasione montana* má různou schopnost klíčit a především přežít na různých stanovištích. Stejně tak disturbance se značnou měrou podílí na výsledném počtu vyklíčených a přežívajících semenáčů. Největší roli hraje při klíčení, ale ani při přežívání příliš nezaostává. Zdroj semen je už problematictější. Je sice důležitý při klíčení semen – jarním i podzimním počtu semenáčů, ale schopnost přežít je mezi populacemi stejná. Zatímco všechny populace reagují na disturbance při klíčení stejně, při přežívání tomu tak není. Stejně tak na jaře je reakce semenáčů na různých stanovištích stejná v závislosti na managementu plošky, ale při přežívání tomu již tak není, neboť disturbance na některých stanovištích znásobují vliv podmínek určující přežívání semenáčů.

#### *Zhodnocení ostatních metod*

Výsledky výsevového pokusu byly dále použity pro zhodnocení metod odhadu vhodnosti stanovišť pro *J. montana*. K tomu posloužila regresní analýza počtu semenáčů ve výsevu ku hodnotám pravděpodobností výskytu *J. montana* na stanovištích s výsevy. Výsledky těchto analýz – průkaznost metod (jejich variant), směr závislosti a procento vysvětlené variability – jsou zobrazeny v Tabulce 9.

Tabulka 9. Regresní analýza počtu semenáčů ve výsevu ku hodnotám pravděpodobností výskytu *J. montana* na stanovištích s výsevy. U každého testu je uvedena závislá proměnná (jarní, podzimní a přeživší počet semenáčů), použité kovariáty, směr závislosti, procento vysvětlené variability a dosažená p-value; pro všechny metody df error = 120. Průkazné metody jsou barevně označeny. Kon-jaro = jarní počet semenáčů v kontrolách; Disturb = management plošky; Zdroj = zdroj vysévaných semen; Kon-podz = podzimní počet semenáčů v kontrolách; Odečet-jaro = jarní počet semenáčů.

Metoda	Odečet	Kovariáty	Směr závislosti	% vysvětlené variability	P-value
Abi1			+	0.77	0.0595
Abi2			+	2.47	0.0007
Abi3			+	2.04	0.0022
Beals1	JARO	Kon-jaro	+	3.25	0.0001
Beals2		Disturb	-	0.13	0.4313
Beals3		Zdroj	+	0.08	0.5546
Beals4			-	1.15	0.0213
Beals5			+	0.17	0.3799
Ellen			-	1.07	0.026
Abi1			-	3.42	<0.0001
Abi2			-	3.39	<0.0001
Abi3			-	2.99	<0.0001
Beals1	PODZIM	Kon-podz	+	0.17	0.2347
Beals2		Disturb	-	0.02	0.694
Beals3		Zdroj	-	0.01	0.7568
Beals4			-	3.18	<0.0001
Beals5			-	0.57	0.031
Ellen			-	1.31	0.001
Abi1			-	3.57	<0.0001
Abi2			-	3.87	<0.0001
Abi3			-	3.59	<0.0001
Beals1	PŘEŽÍVÁNÍ	Odečet-jaro	+	0.08	0.4311
Beals2		Disturb	-	0.06	0.4779
Beals3		Zdroj	-	0.04	0.5916
Beals4			-	3.21	<0.0001
Beals5			-	0.78	0.0115
Ellen			-	1.48	0.0005

Srovnáme-li v rámci každé varianty směr závislosti všech odečtů (jaro, podzim a přežívání), zjistíme, že nejsou stále stejné; nejčastěji je jarní počet semenáčů pozitivně spřažen s vyššími hodnotami vhodnosti stanovišť, zatímco u ostatních odečtů je tomu opačně. Určitě se dá očekávat, že za normálních okolností tento vztah popisuje přímá úměra, tedy že všechna znaménka budou kladná. To ale splňuje pouze varianta Beals1, která je ale pro podzimní odečet i přežívání na hladině 5 % neprůkazná.

Sama průkaznost zanáší do výsledků těchto analýz zmatek. Metody průkazné při jarním odečtu nejsou docela tytéž jako metody průkazné při podzimním odečtu a přežívání, které se sice již shodují, ale mají záporné znaménko závislosti!

Kromě směru závislosti a průkaznosti se pochopitelně mezi dobami odečtu (jaro vs. podzim a přežívání) mění pro každou variantu i procento vysvětlené variability, přičemž nejvyšší dosažené procento je 3.87. Vzhledem k tomu, že stanoviště, místo, kde je výsev proveden, vysvětlí kolem 50% variability dat (viz zhodnocení výsevů), zdá se mi dosažené procento variability směšně malé.

Co z toho všeho vyplývá? To, že téměř všechny metody (varianty) změnil směr závislosti u podzimního a přeživšího počtu semenáčů, naznačuje, že něco velmi důležitého se stalo během léta. I samotné výsevy ukázaly (viz Tabulka 8), že *J. montana* má různou schopnost klíčit, ale hlavně přežít na různých stanovištích, a že interakce managementu a stanoviště nejvíce ovlivňuje právě přežívání. Tedy stanoviště vhodná ještě při jarním odečítání se stala během léta nevhodnými, a to nejspíš díky extrémním klimatickým podmínkám. Ty přeměnily původně vhodná, sušší, otevřenější stanoviště na vyprahlá místa, kde se jen těžko přežívalo, zatímco nevhodná, zastíněnější stanoviště se stala vhodnějšími, neboť okolní vegetace semenáče *J. montana* chránila.

Podzimní a přeživší počet semenáčů na stanovištích tedy neukazují na jejich „obvyklou“ vhodnost a jarní počet semenáčů, který jediný působí celkem smysluplně, zase nebývá právě nejlepším ukazatelem vhodnosti stanoviště (ta se často projeví až při delším přežívání jedinců (např. Ehrén et al. 2006). Mezi metodami (variantami) odhadu vhodnosti stanovišť pro *J. montana* jsem musela rozhodnout na jiném základě. A tak jsem se vrátila ke vzniku jednotlivých variant postupnou regresí a ptala jsem se, zda soubor vybraných parametrů dané varianty průkazně přispívá k vysvětlení přítomnosti *J. montana* na stanovištích a kolik procent variability dat vysvětluje. Jelikož metoda Beals nevznikala žádnou postupnou regresí, posuzovala jsem její schopnost odhadnout výskyt *J. montana* na stanovištích na základě průkaznosti a procenta vysvětlené variability v testu: přítomnost *J. montana* na stanovištích vs. pravděpodobnost jejího výskytu. Testy všech metod i varianty byly na hranici 5 % průkazné ( $p < 0.0015$ ), vzájemně se však lišily v dosaženém procentu vysvětlené variability (viz Tabulka 10).

Tabulka 10. Porovnání procent variability přítomnosti *J. montana* na stanovišti vysvětlené jednotlivými modely. Všechny testy byly průkazné ( $p < 0.0015$ ). Pro každou variantu je uveden počet stupňů volnosti daného modelu. Označené varianty jsou ty, jež byly vybrány pro simulování dynamiky *J. montana*.

Metoda	Abi1	Abi2	Abi3	Beals1	Beals2	Beals3	Beals4	Beal5	Ellen
Df error	112	122	120	126	126	126	126	126	123
Vysvětlená variabilita [%]	36.82	25.73	19.86	10.46	10.49	53.05	11.23	38.74	23.07

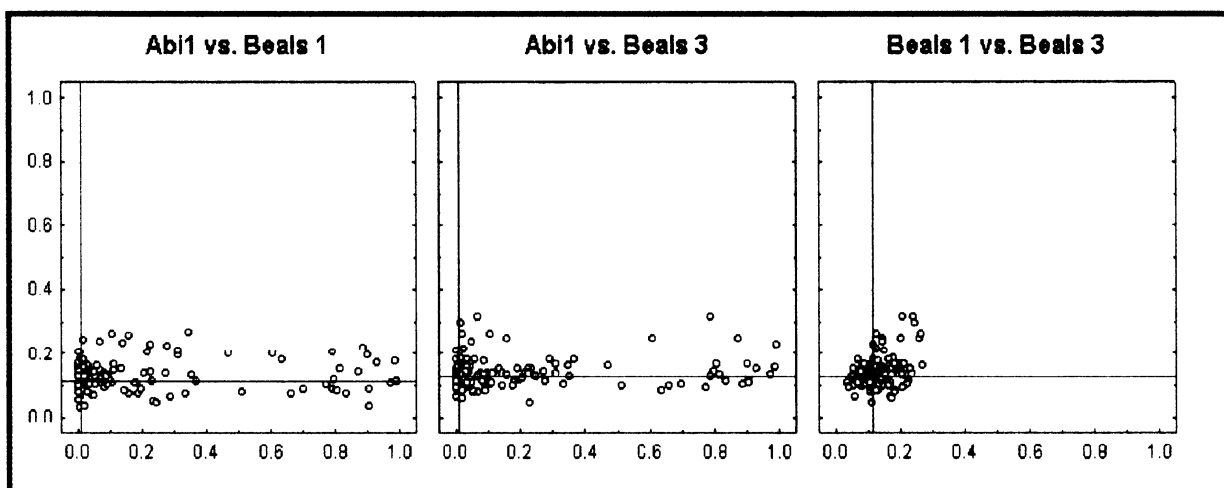
Nejvyššího procenta vysvětlené variability v rámci metod dosáhly ty varianty, jejichž referenční soubor tvořila pouze moje data, tedy Beals3 a Abi1. To je pochopitelné, neboť právě v nich se nejvíce odráží kruhový argument: na základě výskytu *J. montana* byly vypočítány hodnoty pravděpodobností, a ty pak byly posuzovány opět na základě výskytu *J. montana*. Srovnáme-li dosažené procento variability těchto dvou variant, zdá se, že abiotické faktory nezvládly dostatečně jemně vystihnout výskyt *J. montana* na stanovištích, neboť procento vysvětlené variability varianty Abi1 je o dost nižší, než u varianty Beals3. Nejspíš je území příliš malé, s málo heterogenními abiotickými faktory, a tak se od sebe stanoviště s výskytem vs. bez výskytu *J. montana* nemohla výrazněji odlišit.

Jelikož tedy nejvyššího procenta vysvětlené variability dosáhla varianta Beals3, byla jednoznačně vybrána k simulování dynamiky *J. montana* v krajině. Zároveň jsem ale vybrala i variantu, která v sobě výše zmíněný argument neobsahuje – Beals1. Do třetice jsem pak vybrala variantu, která dosahuje nejvyššího procenta vysvětlené variability a zároveň není založena na výpočtu Bealsova indexu – Abi1.

Zbývalo jen určit, která stanoviště jsou vhodná podle vybraných metod (Abi1, Beals1, Beals3) a která ne. Vycházela jsem z předpokladu, že všechna stanoviště s výskytem studovaného druhu jsou vhodná, ale že zároveň nejnižších 5 % hodnot pravděpodobností těchto stanovišť jsou odlehlé hodnoty. Pro studované území s 22 výskyty studovaného druhu je 5 % odlehlých hodnot 1 stanoviště. Takže jsem mezi stanovišti s výskytem *J. montana* našla to, jehož hodnota pravděpodobnosti byla druhá nejnižší. Za nevhodná byla považována všechna stanoviště, jejichž hodnota pravděpodobnosti byla nižší než tato (vyjma odlehlého stanoviště s výskytem *J. montana*, to bylo stále považováno za vhodné).

Jak dalece jsou si vybrané metody ne/podobné ve svých závěrech o vhodnostech stanovišť, je patrné z Grafu 14 a Tabulky 11.





Graf 14. Srovnání hodnot pravděpodobností výskytu *J. montana* na stanovištích vybraných metod. Hodnoty na ose x odpovídají metodě uvedené v názvu grafu jako první. Pro každou metodu je vyznačena hranice, pod níž byla stanoviště považována za nevhodná.

Metoda	Abi1	Beals1	Beals3	Počet vhodných stanovišť
Abi1	-	-	-	103
Beals1	54	-	-	77
Beals3	58	40	-	61

Tabulka 11. Srovnání vybraných metod určujících vhodnost stanovišť pro *J. montana*. V tabulce je uveden počet opačných rozhodnutí o vhodnostech stanovišť. Pro každou metodu je také uveden celkový počet vhodných stanovišť.

Vzájemně nejpodobnější jsou si Beals3 a Beals1. Abi1 se od obou liší nejen dosaženými nejvyššími hodnotami pravděpodobností, ale i celkovým počtem stanovišť, která byla klasifikována jako vhodná.

### Model

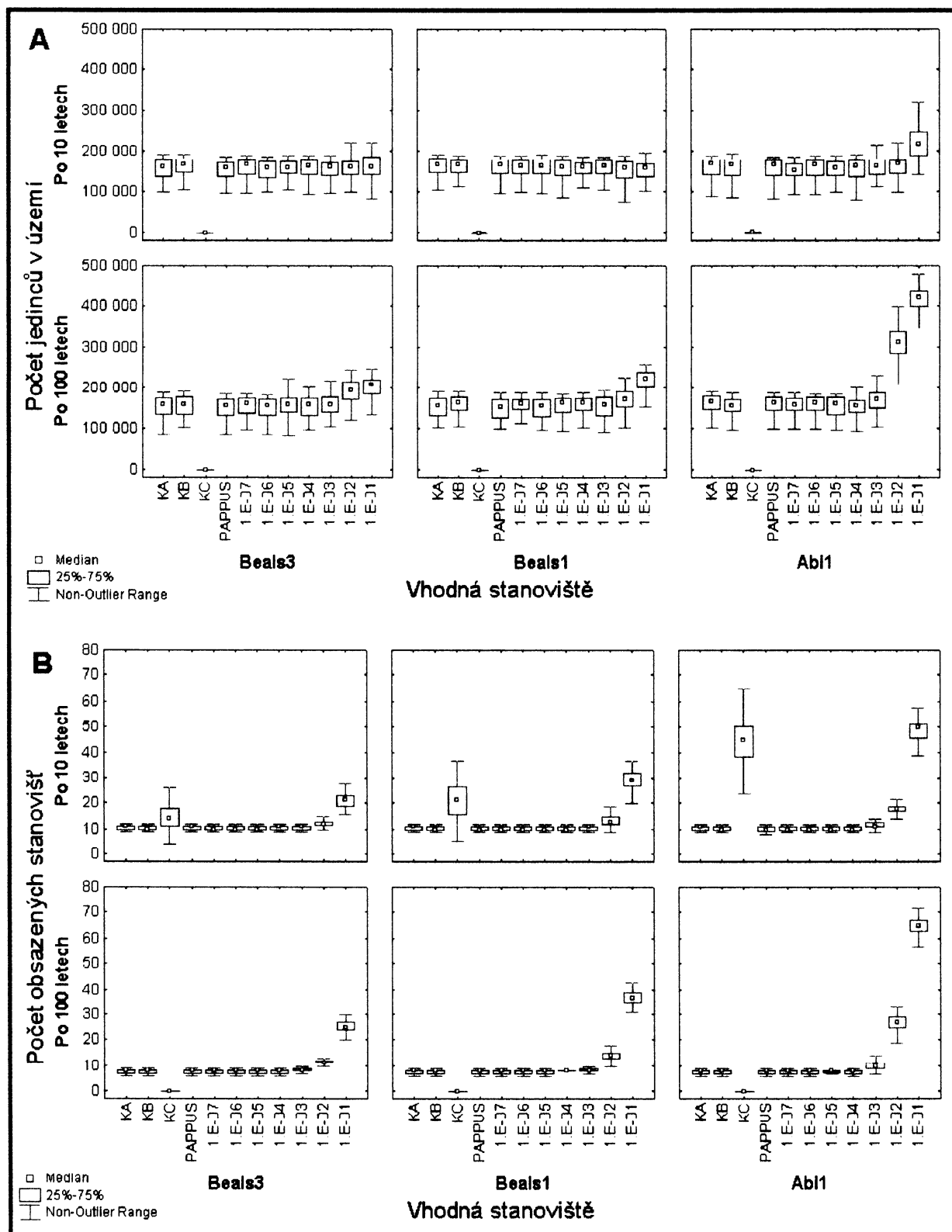
Do modelu dynamiky *Jasione montana* v krajině byly varianty (vhodná stanoviště podle Abi1, Beals1 a Beals3) jednotlivě vkládány s tím, že se bude sledovat jejich vliv na dynamiku studovaného druhu.

## 4.4. Model dynamiky druhu v krajině

### Disperzní schopnosti

Liší se výsledek modelu v závislosti na disperzních křivkách (KA, KB, KC, PAPPUS) a různé proporci semen?

Graf 15 demonstruje pro všechny vybrané metody odhadu vhodnosti stanovišť počet jedinců (A) a počet obsazených stanovišť (B) na konci simulace, v závislosti na použité křivce šíření v modelu.



Graf 15. A: Srovnání počtu jedinců v území na konci simulace (po 10 a 100 krocích) mezi metodami šíření. Výsledky jsou zobrazeny pro všechny metody odhadu vhodných stanovišť (Abi1, Beals1 a Beals3). Při simulaci založené na šíření proporce semen ( $10^{-7}$ - $10^{-1}$ ) byly zároveň používány výsledky metody PAPPUS. Počet vhodných stanovišť (polygonů): Beals3 = 59, Beals1 = 79, Abi1 = 104. Proporce semen šířící se vektorem zvěře se pohybuje v rozmezí:  $4.2E-07$  do  $7.6E-03$ .

B: Srovnání počtu stanovišť obsazených na konci simulace mezi metodami šíření. Opět zobrazeno pro všechny metody odhadu vhodných stanovišť. Při simulaci založené na šíření proporce semen ( $10^{-7}$ - $10^{-1}$ ) byly zároveň používány výsledky metody PAPPUS.

Každá simulace byla 100krát opakována.

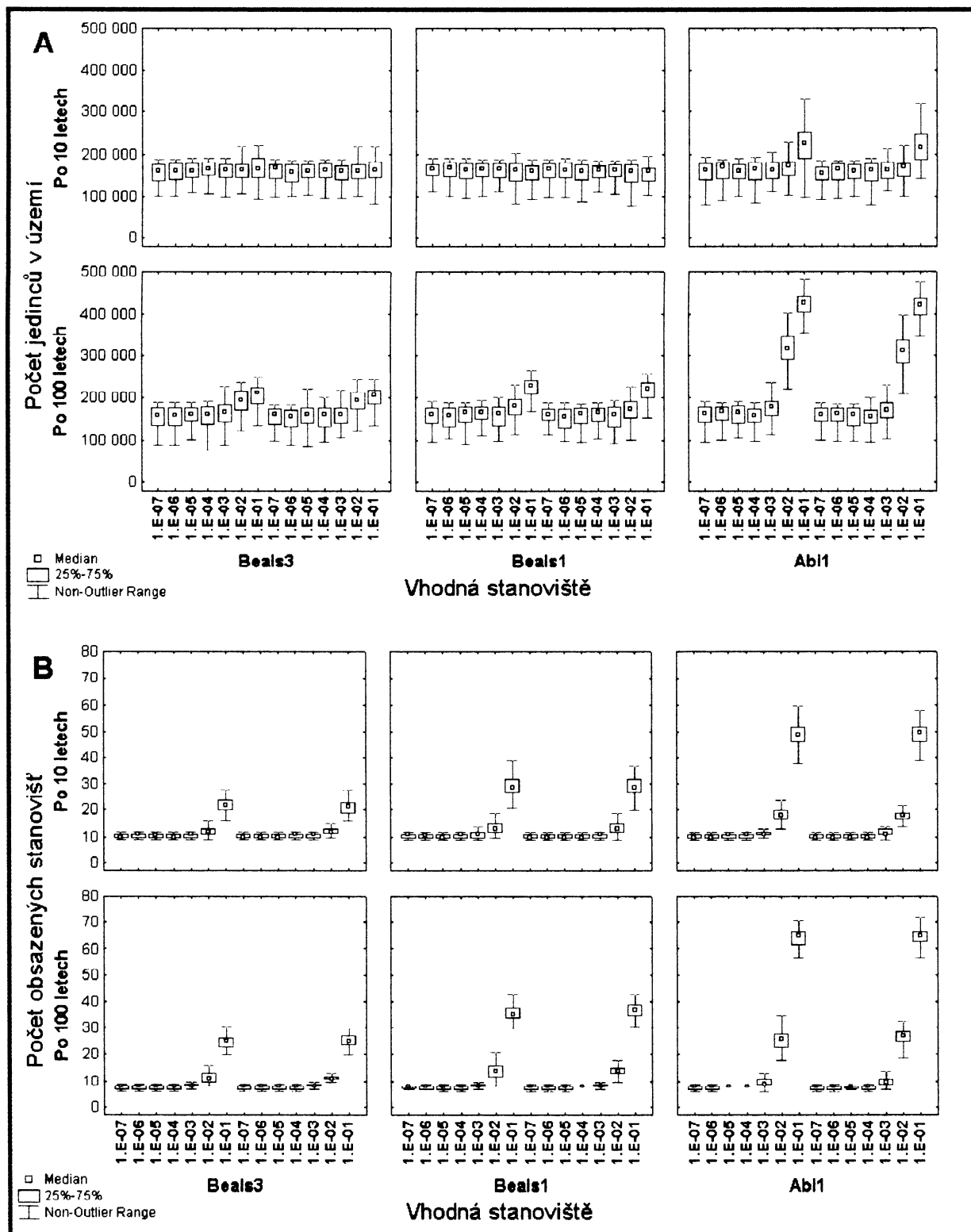
Počet jedinců v území se mezi použitými křivkami, časem trvání simulace nebo mezi jednotlivými metodami určujícími vhodnost stanovišť nijak výrazně neliší. Výjimku tvoří simulace za použití křivky KC a proporcí semen 0.01 a 0.1.

Při použití křivky KC se počet jedinců během krátkého časového úseku rapidně snižuje a trvá-li simulace dostatečně dlouho, vymřou. Křivka KC je totiž velmi povlovná; díky ní dochází k velkému šíření jedinců. To se ze začátku projeví na větším množství obsazených stanovišť, ale i na celkovém úbytku počtu jedinců. Ztráta jedinců při šíření je tak velká, že postupem času v území všichni vymřou.

Při použití proporce semen 0.01 a 0.1 se postupem času v území zvyšuje nejen počet obsazených stanovišť, ale i počet jedinců. Opět to můžeme nejvýrazněji pozorovat u metody Abi1, jako výsledek funkce vyšší pravděpodobnosti „přistání“ semene při větším počtu vhodných stanovišť.

Jak vypadá vývoj počtu jedinců v území a obsazenosti stanovišť, je uvedeno v Příloze 5; jak velká proporce semen je schopna se šířit mezi vhodnými stanovišti, je uvedeno v Příloze 6.

Chtěla jsem také srovnat, jak dalece bude výsledek simulace ovlivněn různými základy křivky šíření (PAPPUS a KA, KB či KC) při různých proporcích semen. Bylo zřejmé, že použiji-li jako základ křivku KC, všechno brzy opět vymře, takže v úvahu přicházely jen KA a KB. Jelikož množství semen šířících se mezi stanovišti jak u křivky KA, tak u křivky KB je rovno nule (viz Příloha 6), bylo naprosto jedno, kterou z nich si vyberu. Vybrala jsem si tedy KB. Srovnání simulací různých vstupních proporcí semen při dvou různých základech křivky – PAPPUS a KB – je zobrazeno v Grafu 16.



Graf 16. A: Srovnání počtu jedinců v území (osa y) v rámci doby trvání simulace (osa x) a v rámci varianty počtu stanovišť (osa x) mezi proporcemi šířených semen (osa x). Výsledky simulace proporce semen při základu KB a PAPPUS jsou barevně odlišeny. Počet vhodných stanovišť (polygonů): Beals3 = 59, Beals1 = 79, Abi1 = 104.

B: Srovnání počtu obsazených stanovišť v území (osa y) v rámci doby trvání simulace (osa x) a v rámci varianty počtu stanovišť (osa x) mezi proporcemi šířených semen (osa x). Výsledky simulace proporce semen při základu KB a PAPPUS jsou barevně odlišeny.

Každá simulace byla 100krát opakována.

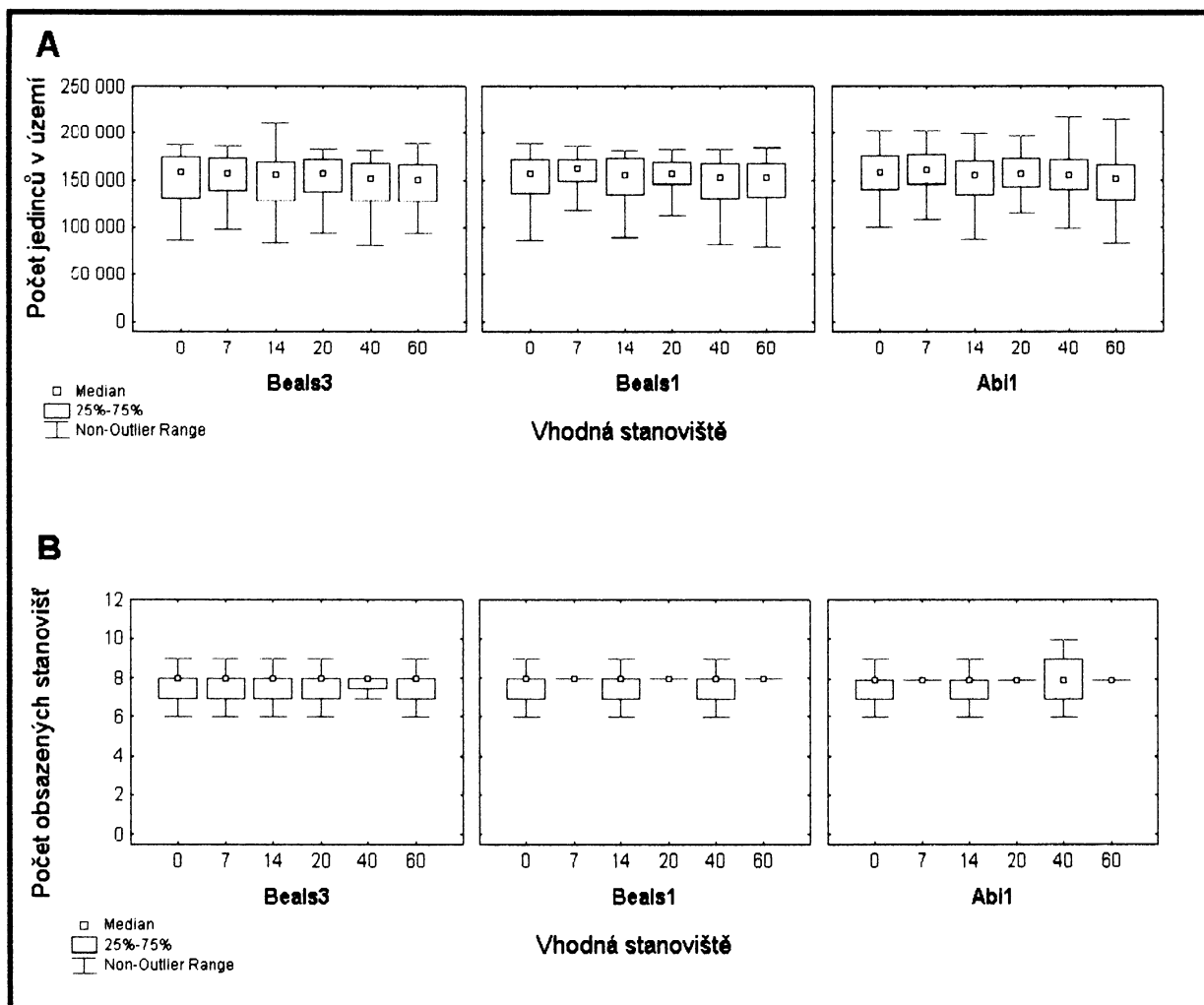
Z Grafu 16 se zdá, že základ křivky (KB či PAPPUS) nemá v podstatě žádný vliv na výsledek dynamiky *J. montana* v krajině. Výsledky jsou v shodné jak v počtu obsazených stanovišť, tak v počtu jedinců v území, neliší se mezi sebou ani při různém trvání simulace, ani při použití jiného počtu vhodných stanovišť.

Přesto je mezi křivkami KB a PAPPUS významný rozdíl: při použití křivky PAPPUS se alespoň mezi některými stanovišti šíří semena, zatímco při křivce KB nikoli (viz Příloha 6). Ale jelikož lze předpokládat, že alespoň občas mezi stanovišti dochází k šíření vektorem větru, byla v dalších simulacích, kde se šířila proporce semen, jako základ používána křivka PAPPUS.

### *Populační dynamika*

Liší se výsledek modelu v závislosti na kvalitách stanoviště, tedy na tom, kolik procent plochy stanoviště je disturbovaná plocha?

Graf 17 demonstruje pro všechny vybrané metody odhadu vhodnosti stanovišť počet jedinců (A) a počet obsazených stanovišť (B) na konci simulace v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště.



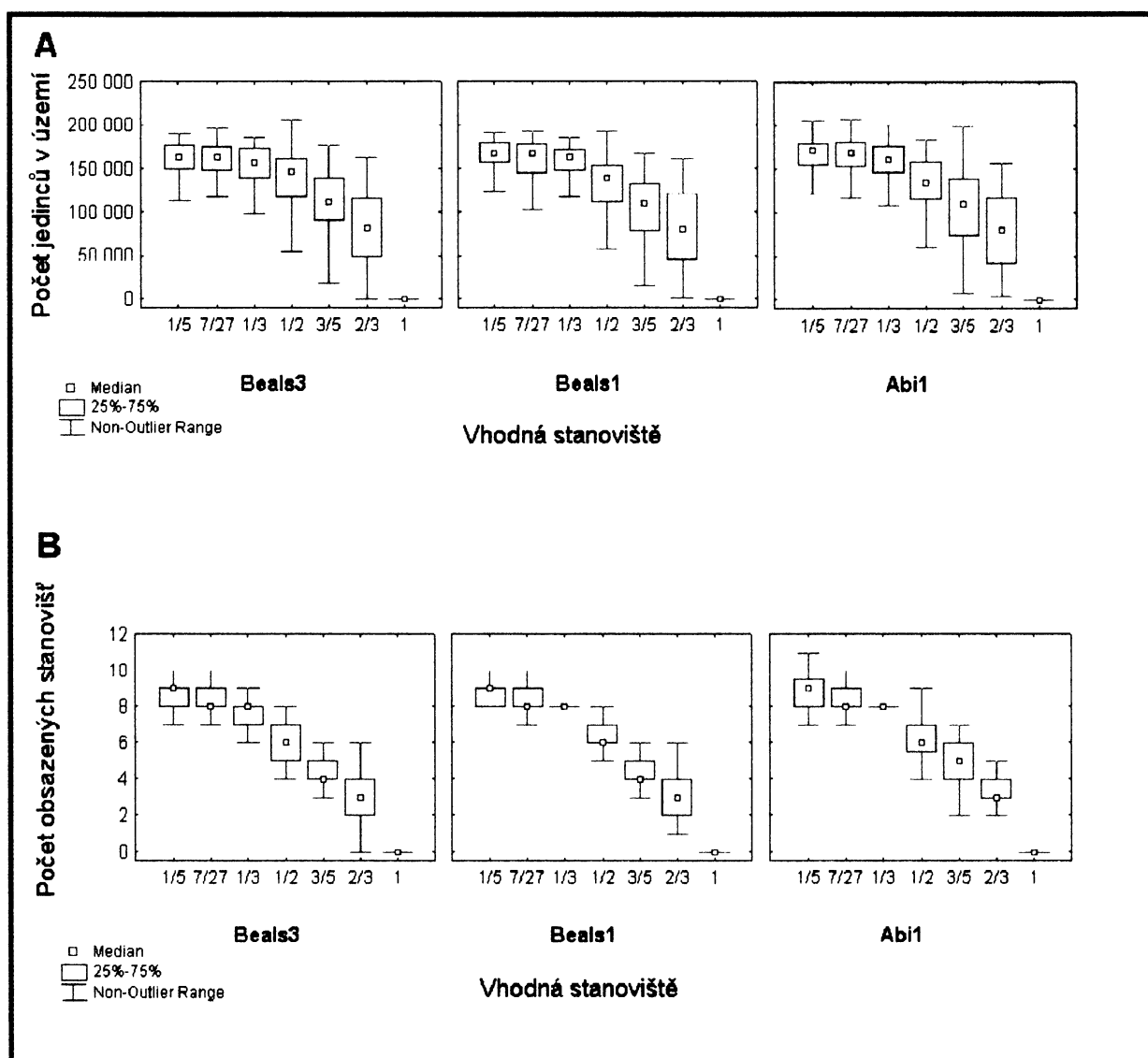
Graf 17. A: Počet jedinců na konci simulace v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště (osa x). Výsledky jsou ukázány pro všechny vybrané metody odhadu vhodnosti stanovišť.

B: Počet obsazených stanovišť na konci simulace v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště (osa x). Výsledky jsou ukázány pro všechny vybrané metody odhadu vhodnosti stanovišť.

Všechny simulace trvaly 100 kroků a používaly k šíření křivku PAPPUS s proporcí semen  $10^{-4}$ . Každá simulace byla 100krát opakována.

Zdá se, že procento disturbované plochy stanovišť (procento disturbované plochy v území) nemá výrazný vliv na výsledek modelu – ani na počet jedinců v území, ani na počet obsazených stanovišť. Jak vypadá vývoj počtu jedinců v území a obsazenosti stanovišť, je uvedeno v Příloze 5.

Jiná situace nastává, pokud se v území začnou více vyskytovat populace s růstovou rychlostí  $< 1$ . Původní nastavení je, že každá matice má stejnou frekvenci, rovnou 1. Frekvence 2 matic s  $\lambda < 1$  ku 4 maticím s  $\lambda > 1$  je tedy  $1/3$ . Graf 18 ukazuje, jak se mění výsledek simulace, jestliže se frekvence přechodových matic s  $\lambda < 1$  mění.

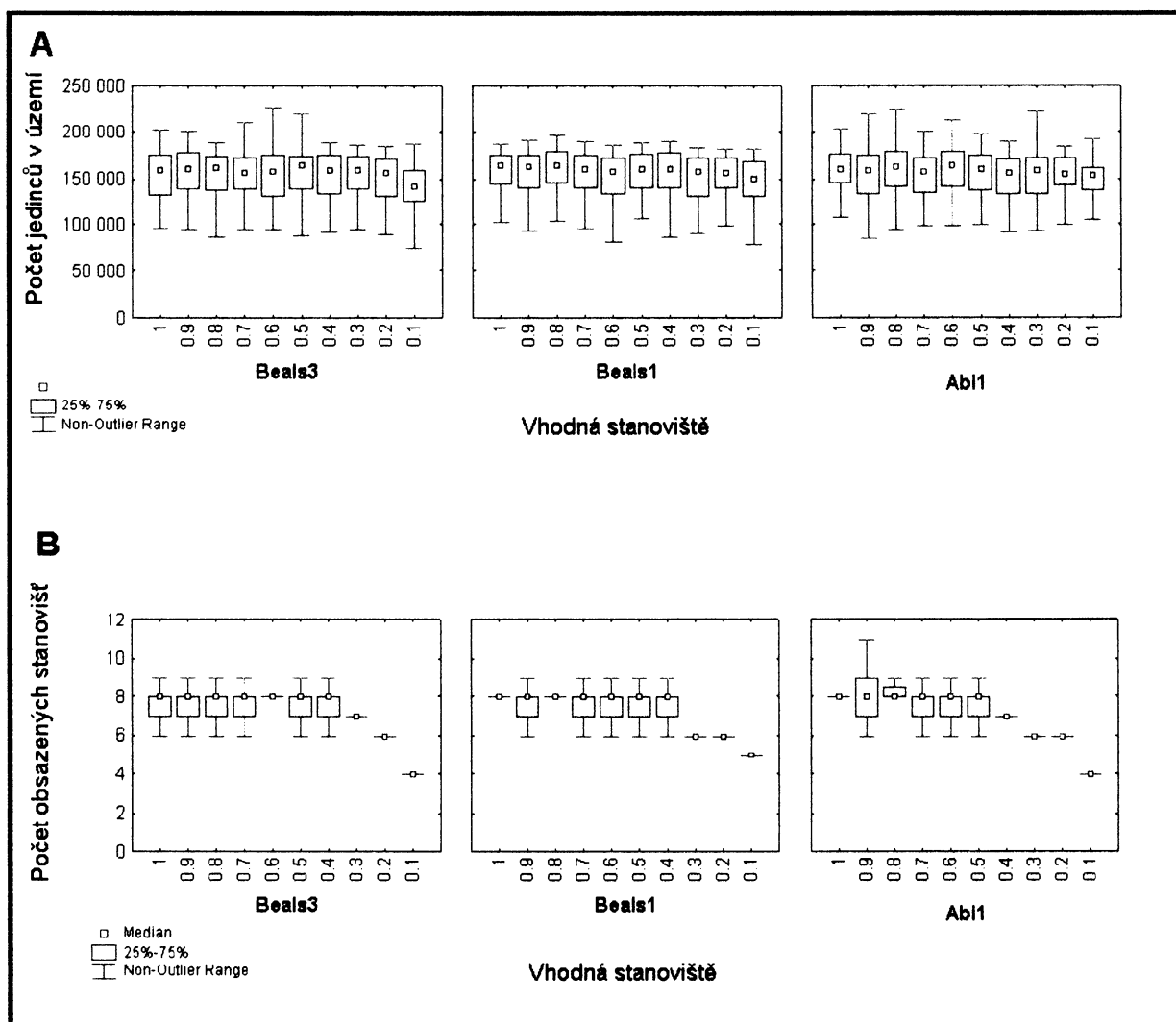


Graf 18. A: Počet jedinců na konci simulace v závislosti na frekvenci přechodových matic s  $\lambda < 1$ . B: Počet obsazených stanovišť na konci simulace v závislosti na frekvenci přechodových matic s  $\lambda < 1$ . Výsledky jsou ukázány pro všechny vybrané metody odhadu vhodnosti stanovišť. Všechny simulace trvaly 100 kroků a používaly k šíření křivku PAPPUS s proporcí semen  $10^{-4}$ . Každá simulace byla 100krát opakována.

Jak ukazuje Graf 18, počet jedinců v území i obsazenost stanovišť je značně závislá na frekvenci přechodových matic s růstovou rychlostí  $< 1$ . Zlom nastává, jakmile se frekvence matic s  $\lambda < 1$  přehoupne přes  $1/3$ . Jak vypadá vývoj počtu jedinců v území a obsazenosti stanovišť, je uvedeno v Příloze 5.

### Vhodná stanoviště

Pro všechny metody odhadu vhodnosti stanovišť byla provedena analýza sensitivity: jak počet stanovišť ovlivňuje výsledek modelu. Výsledky simulací s ponecháním různě velké proporce stanovišť jsou zobrazeny v Grafu 19.



Graf 19. A: Počet jedinců na konci simulace v závislosti na proporcí stanovišť ponechané v modelu. B: Počet obsazených stanovišť na konci simulace v závislosti na proporcí stanovišť ponechané v modelu. Výsledky jsou ukázány pro všechny vybrané metody odhadu vhodnosti stanovišť. Všechny simulace používaly k šíření křivku PAPPUS s proporcí semen  $10^{-4}$ . Každá simulace byla 100krát opakována. Počet vhodných stanovišť (polygonů) při proporcí = 1: Beals3 = 59, Beals1 = 79, Abi1 = 104.

Analýza sensitivity ukázala, že počet jedinců v území (při zadaných schopnostech šíření) není závislý na počtu vhodných stanovišť. Zato počet obsazených stanovišť klesá se zvětšující se proporcí odstraněných stanovišť. Není to ale nijak výrazné, začíná se to projevovat až při odstranění více než 1/2 všech stanovišť; a i když zbývá pouhá 1/10 stanovišť, přesto ještě existují stanoviště s výskytem *J. montana*. Jak vypadá vývoj počtu jedinců v území a obsazenosti stanovišť, je uvedeno v Příloze 5; jak velká proporce semen je schopna se šířit mezi vhodnými stanovišti, je uvedeno v Příloze 6.

#### 4.5. Druhy s ekologickými nároky podobnými *J. montana*

Druhy s ekologickými nároky podobnými nárokům *J. montana* jsou ty, jejichž výskyt v krajině je omezen na vhodná stanoviště studovaného druhu (viz kapitola 3.5). Proto i každá



vybraná metoda odhadující vhodnost stanoviště má svůj vlastní výběr těchto druhů. Tabulka 12 ukazuje pro všechny vybrané metody všechny druhy, které svůj výskyt omezují na vhodná stanoviště podle těchto vybraných metod.

Abi1		Beals1		Beals3
Dia del	0	Scl per	0	
Sec var	0	Dia del	9	
Hel gra	0			
Koe pyr	0			
Hol mol	0			
Phl phl	6			
Luz cam	7			
Fes ovi	7			
Hie pil	8			
Poa com	8			
Ape spi	10			

Tabulka 12. Druhy s ekologickými nároky podobnými nárokům *J. montana* pro každou variantu vhodnosti stanovišť. Uvedená čísla jsou procenta výskytů jednotlivých druhů v nevhodných stanovištích dané varianty. Metodě Beals3 nebyly přiřazeny žádné druhy. Vysvětlivky zkratk viz Příloha 7.

Nejvíce druhů je svým výskytem vázáno na vhodná stanoviště metody Abi1, zatímco metodě Beals3 nebyl přiřazen žádný druh. Počet vybraných druhů je určitě funkcí počtu vhodných stanovišť. Metoda Abi1 má největší počet vhodných stanovišť: 104 z celkového počtu 128 stanovišť studovaného území; je proto u ní pravděpodobnější, že mezi vybranými druhy nebudou jen ty, jejichž výskyt je stále omezen na vhodná stanoviště *J. montana*, ale i ty, které se mohou vyskytovat kdekoli a jen shodou okolností se právě vyskytují na vhodných stanovištích.

Zajímavé je, že pro metodu Beals3 (s 59 vhodnými stanovišti) nebyl vybrán žádný druh. Z toho vyplývá, že ve studovaném území není žádný druh, jehož rozšíření v krajině by kopirovalo rozšíření *J. montana*. Jediný druh, který byl vybrán více než jednou metodou, je *Dianthus deltoides*.

#### 4.6. Podobnost dynamiky vybraných druhů a *J. montana*

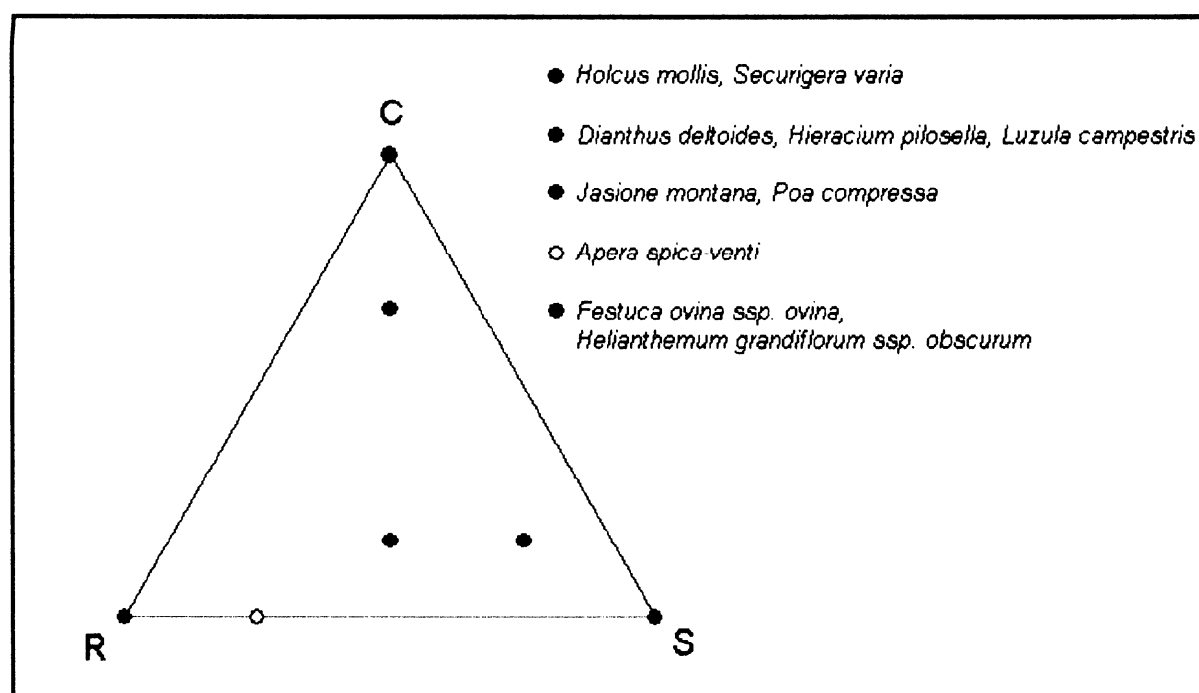
Nejdůležitější vlastnosti určující dynamiku *J. montana* v krajině jsou: růstová rychlost lokálních populací a schopnost dálkového šíření.

Hledala jsem hodnoty těchto klíčových vlastností u všech vybraných druhů. Jelikož v databázích pochopitelně není uvedena proporce semen schopná šířit se na srsti zvířat, sháněla jsem alespoň informace o dispozici jednotlivých druhů k šíření vektorem zvěře, tj. zda se zoochorie u daných druhů předpokládá, či nikoli.

Dispozice druhů k šíření větrem mohou být vzájemně srovnány vztahem: *terminal velocity*\*rychlost větru/výška rostliny (Münzbergová et al. 2005, Tremlová-Blažková 2005).

Zároveň lze předpokládat, že rychlost větru je pro všechny vybrané druhy stejná, tudíž nemusí být do vztahu zahrnuta. Hodnoty *terminal velocity* by měly být dostupné v databázi LEDA (2007), bohužel jsou zveřejněny jen pro prvních 200 druhů v abecedě, a v jiné databázi taková informace není. Proto jsem se rozhodla pro druhy shromáždit alespoň informace, které se k šíření větrem vztahují, tj. hmotnost a velikost diaspor a výšky vybraných druhů (viz Příloha 8).

Hodnoty růstových rychlostí také nejsou v žádné databázi. Proto jsem se rozhodla vybrané druhy srovnat s *J. montana* na základě podobnosti jejich životních strategií. Životní strategie druhů jsou směsicí různých vlastností: od výskytu druhu na určitém typu stanovišť, přes délku jeho životního cyklu a schopnost tvořit semennou banku, až po význam reprodukce (blíže viz např. Grime et al. 2007). Proto jsem vypočítala vzdálenost vybraných druhů od *J. montana* v C-S-R prostoru pomocí „C-S-R kalkulátoru“ (Hunt et al. 2004). Zobrazení všech druhů, jimž byla přiřazena C-S-R strategie, je v Grafu 20. Vzdálenosti vybraných druhů od *J. montana* v C-S-R prostoru jsou v Příloze 8.



Graf 20. Zobrazení vybraných druhů a *J. montana* v C-S-R prostoru podle jejich strategií. Jelikož pro druhy *Koeleria pyramidata*, *Phleum phleoides* a *Scleranthus perennis* informace chybí, nejsou v grafu zobrazeny.

## 5. Diskuse

Ústředním tématem práce je stanovení dynamiky *J. montana* v krajině. Ta poskytuje odpovědi na všechny otázky práce: (i) co ji ovlivňuje, (ii) které druhy mají stanovištní nároky podobné nárokům *J. montana* a (iii) mají-li tyto druhy dynamiku podobnou dynamice *J. montana*. Stanovení dynamiky je ale závislé na kvalitě sebraných dat, tedy kvalitě dat o lokální dynamice, šíření a identifikaci vhodných stanovišť. Proto chci nejprve diskutovat kvalitu těchto dat a její vliv na stanovení dynamiky *J. montana*.

### 5.1. Populační dynamika *J. montana*

Výsledkem lokální dynamiky populací, tj. informací, která přímo vstupuje do modelu, byl soubor 6 přechodových matic. Matice 2. a 3. populace měly  $\lambda > 1$ , zatímco matice 1. populace měla  $\lambda < 1$ . Na tom by ještě nebylo nic tak zvláštního. Ale z analýzy elasticit zároveň vyplynulo, že ve dvou populacích (2. a 3.) investují jedinci především do růstu (přechod vegetativní-fertilní jedinci) a vzápětí do produkce semenáčů, zatímco jedinci 1. populace investují nejvíce do přežívání (fertálních jedinců). Celkově to působí podezřele, už proto, že se obvykle autoři zmiňují o *J. montana* jako o monokarpické rostlině (např. Slavík 2000, Parnell 1985, ale viz Grime et al. 2007).

Ovšem polykarpiční jedinci nebyli nalezeni jen v jedné populaci, ale ve všech. Byla snad demografická data špatně sebrána? Pripadá mi nepravděpodobné, že bych se byla spletla hned v šesti měřeních. Spíše se zdá, že *J. montana* není monokarp, ale něco jako fakultativní polykarp. Za běžných podmínek, jak nasvědčuje všeobecné mínění o její monokarpičnosti, plodí všichni jedinci jen jednou, anebo je počet polykarpů v populaci tak nízký, že si toho nikdo nepovšiml. Pokud ale nastanou nějaké speciální okolnosti, plodí více let po sobě i velký počet jedinců v populaci. Podobně *Senecio jacobea*, také „monokarpická“ rostlina, je schopna při vhodných podmínkách (v tomto případě nepoškození) plodit vícekrát po sobě (Islam et Crawley 1983). Otázka je, co jsou tyto vhodné podmínky v případě *J. montana*. Něco by snad mohly napovědět výsledky výsevů na demografických lokalitách.

Populace 2 a 3 dosáhly maxima počtu semenáčů ve výsevech na vlastních lokalitách, zatímco ve výsevech 1. populace už na jaře nevyrostlo téměř nic, a nakonec vůbec nic nepřežilo. Že by tedy bylo něco se semeny?

Průměrný počet semen připadající na fertálního jedince v populaci 1 není ve srovnání s průměry ostatních dvou populací ani nejnižší, ani nejvyšší, ale přesně uprostřed mezi nimi.

Klíčivost právě sebraných semen, a dokonce i semenné banky, se nijak nelišila od zbývajících populací. A když se navzájem porovnají počty semenáčů ze všech tří populací na všech zakládaných výsevech, je sice počet semenáčů na jaře i na podzim u 1. populace o něco menší než u zbývajících populací, ale nijak výrazně.

To tedy znamená, že důvodem  $\lambda < 1$  u 1. populace je kvalita daného stanoviště. Ale co umožňuje jedincům plodit více let za sebou a zároveň to hodně omezuje počet přežívajících semenáčů? Určitě nejde o produktivitu stanoviště, tedy že by větší míra kompetice ovlivňovala přežívání semenáčů. Ve výsevech totiž byly i plošky s disturbancí, kde byl vliv kompetice odstraněn. Musí to nějak souviset s půdou, ale ne tak, že by to inhibovalo klíčení semen. Projevuje se to až při klíčení semen a/nebo při přežívání semenáčů. Zároveň vliv tohoto neznámého faktoru je zřejmě poměrně častý, neboť asi ve třetině výsevů nebyly žádné semenáče už na jaře. Možná tu jde o nějaké látky z polí, hnojivo, které je pro malé jedince toxické. Možná to souvisí s ne/přítomností vesikulo-arbuskulární mykorhizy, která se podle Grima et al. (2007) u *J. montana* občas vyskytuje (ale viz Parnell 1985). Ale možná to také souvisí s něčím úplně jiným.

Vysoká  $\lambda$  zbývajících dvou populací je mj. dílem velké produkce semenáčů. Ta je ale založena na informaci z výsevového pokusu, který ovšem, jak ukázaly analýzy, měl patrně poněkud nestandardní podmínky (pravděpodobně extrémní klima). Ty mohly na demografických lokalitách ovlivnit počty semenáčů ve výsevech.

Výsevy vzbuzují pochyby i v dalším ohledu. Na demografických lokalitách vyklíčily ve výsevech podezřele vysoké počty semenáčů v disturbovaných kontrolních ploškách. Někdy jsou totiž dokonce vyšší, než v samotné výsevové plošce, která s ní sousedí. Je prostě možné, že vysetá semena byla z disturbovaných plošek odváta na sousední kontrolní plošky. Ve výsevech se ale za výsledný počet semenáčů (tj. semenáče vyklíčené z vysetých semen) považuje rozdíl počtu semenáčů ve výsevových ploškách minus počet v ploškách kontrolních. Pokud tedy semena byla odváta z výsevových plošek na kontrolní, došlo k podhodnocení počtu produkovaných semenáčů, a tedy matice nemají tak vysoké růstové rychlosti, jak by mohly.

U 3. populace by to navíc úplně obrátilo reakci semenáčů na disturbanci. Má sice mnohonásobně vyšší počet semenáčů v disturbovaných ploškách než v nedisturbovaných, ale i počet semenáčů v kontrolních disturbovaných ploškách je hodně vysoký. Když se totiž počet semenáčů z kontroly odečte od počtu semenáčů ve výsevových ploškách, budou na tom najednou nedisturbované plošky v počtu semenáčů lépe. Proto produkce 3. populace s větší mírou disturbance klesá, zatímco u 2. populace roste. To má pochopitelně i vliv na výsledek

modelu: zvyšující se procento disturbované plochy nemá tak velký vliv na výsledek modelu, jaký by zřejmě mít mohlo.

Další, co se rozchází s publikovanými daty, je počet semen *J. montana*. Parnell (1985) uvádí více než dvakrát menší údaj o počtu semen na jedince, než jsou mnou zjištěné průměry v populacích. Zároveň ale uvádí i informace o počtu semen *J. montana* v různých zemích, z nichž vyplývá, že variabilita v produkci semen je celkem vysoká.

Problematická jsou i data o tvorbě semenné banky. Její hodnoty pro všechny populace byly zprůměrovány, neboť ve výsledcích byla příliš velká variabilita a pokus měl málo opakování. Spolehlivost této informace je tedy nejistá; je možné, že semennou banku je schopno tvořit daleko více semen (obecně totiž malá semena tvoří semennou banku lépe (Thompson et al. 1998)). Na druhou stranu se z elasticit nezdá, že by semenná banka měla tak velký vliv na růstovou rychlost populací; k její výrazné změně by stejně nejspíš nedošlo.

Zajímavé jsou i výsledky maximální hustoty jedinců. Ta je v simulovaném území 23 jedinců na m<sup>2</sup>. Parnell (1985) uvádí jako nejvyšší zjištěné hodnoty 29 jedinců na 4 m<sup>2</sup> (tedy přibližně 7 jedinců na m<sup>2</sup>), zároveň se ale zmiňuje, že počet semenáčů může být vyšší než 800 na m<sup>2</sup>.

## 5.2. Schopnost šíření *J. montana*

Parnell (1985) uvádí, že za normálních okolností je *J. montana* schopna se šířit jen do vzdálenosti 1.4 m. Ve srovnání s tím dopadly výsledky lapacích pokusů o dost lépe: i v nejvzdálenějších řadách (tj. 3.8 m a 4 m) se zachytila vždy alespoň nějaká semena.

Bullock et Clarke (2000), kteří zjišťovali šíření *Calluna vulgaris* a *Erica cinerea* také pomocí pastí, umístili pasti až do vzdálenosti 80 m, a i v těch nějaká semena našli. *Calluna vulgaris* a *Erica cinerea* mají semena s podobnou hmotností i velikostí jako *J. montana* (23 µg; 0.58 mm resp. 59 µg; 0.85 mm (Bullock et Clarke 2000) vs. 23-26 µg; 0.8 mm (Parnell 1985)). Ačkoli Bullock et Clarke (2000) uvádějí, že semena *C. vulgaris* ani *E. cinerea* nemají žádné specializované struktury, Mouissie (2004) je popisuje jako štětinatá. V každém případě je ovšem pravda, že obě rostliny jsou asi 2.5krát vyšší, než je průměrná výška *J. montana*.

Pro získání lepších výsledků by určitě stálo za to umístit pasti do větších vzdáleností, ale to v přirozeném prostředí není technicky možné. Pokusné rostliny by se také mohly přesadit někam, kde by bylo možno umístit pasti i do větších vzdáleností (podobně jako to udělali Bullock et Clarke (2000)). Tím by se ale z dat ztratily přirozené podmínky stanoviště, za jakých k šíření dochází.

Zdá se, že šíření *J. montana* větrem není tak dobré, jak by se dalo očekávat. Výsledky modelu PAPPUS totiž ukázaly, že mnohem menší proporce semen ( $2E-05$ ), než by se dalo u druhu s tak malými semeny očekávat (viz Tackenberg et al. 2003a), je schopna se šířit nad vzdálenost 100 m. Přitom průměrná hodnota *terminal velocity* ( $0.64 \text{ m}^{-\text{s}}$ ) není nijak vysoká. Pro druhy šířící se větrem je to např.  $0.8 \text{ m}^{-\text{s}}$  (*Aster amellus*), nebo  $0.42 \text{ m}^{-\text{s}}$  (*Cirsium pannonicum*) (Münzbergová 2004). Na druhou stranu dalším důležitým parametrem ovlivňujícím šíření druhu je také výška, ze které se semena uvolňují. A ta je u *J. montana* v průměru pouhých 19 cm.

Pokud jde o prokládání křivek, nejúspěšnějšího proložení u všech dat (z lapacího pokusu i modelu PAPPUS) dosáhl součet exponenciální a hyperbolické funkce. Bullock et Clarke (2000) dospěli k podobnému výsledku: na malé vzdálenosti je šíření semen popsateľné exponenciální funkcí, na větší hyperbolickou. Hyperbola neklesá tak prudce, takže lépe popisuje šíření semenáčů při větším závanu větru.

V modelu se ale ukázalo, že jen 2 ze 4 získaných křivek šíření – KC a PAPPUS – dokáží šířit jedince mezi stanovišti. Zbylé dvě jsou příliš strmé. Také se ale ukázalo, že KC je příliš plochá. Šíří jedince mezi stanovišti, ale až příliš. Jejich počet zřejmě značně nadhodnocuje. Kopeckého válečky tedy poskytly zajímavé, leč poněkud extrémní a rozporuplné výsledky, které vesměs zřejmě neodpovídají realitě. Zajímavý kompromis přináší křivka získaná z dat modelu PAPPUS. Podle té se na některá stanoviště semena dostat mohou, na některá ne.

V kombinaci s proporcí semen šířící se na zvířatech se každé stanoviště stává s různou pravděpodobností (podle své velikosti) kolonizovatelným. Ale odhad velikosti této proporce je značně diskutabilní. Nebyla jsem schopna určit přesně, jaká proporce semen se může šířit pomocí zvířat a vypočítaný rozptyl proporce ( $4.2E-07$  až  $7.6E-03$ ) je značně široký. Myslím, že velmi nejisté je především maximum této proporce. Jako velikost plochy, kterou zvíře při lapání semen navštíví (za 30 dní), byla uvažována plocha *home range* (tj. území, v němž se zvíře pohybuje), neboť jsem se nedostala k žádným datům o tom, kolik km denně daná zvířata prochodí. Tento údaj může být pochopitelně naprosto scestný. Domnívám se, že ve skutečnosti navštívená plocha bude menší, ale to je jen domněnka. Samozřejmě pohyblivost zvířat je určována mnoha faktory, jako je třeba typ krajiny a množství biomasy (čím méně biomasy, tím více jsou pohyblivá) (např. Russo et al. 1997, Rühle et Hohmann 2004, Saïd et al. 2005).

V maximu vypočtené proporce je také zahrnuta proporce semen šířící se na zajících. Protože neznám proporcí schopnou uchytit se na zaječí srst, předpokládala jsem, že je stejná jako u srnčí. To samozřejmě nemusí být správný předpoklad. Chytatelnost může být jak větší,

tak i menší. Vzhledem k tomu, že nelze sehnat zajecí kůže, mohl by jako užitečný příměr eventuelně posloužit pokus s králíkem. Parnell (1985) dokonce uvádí, že králíci jsou nejčastějšími konzumenty této rostliny; mohou s ní tedy někde přicházet do styku velmi často, a možná se tak i podílet na přenosu jejích semen.

Tím se dostávám k dalšímu způsobu šíření – endozoochorii. Nezjišťovala jsem, zda je *J. montana* schopná šířit se endozoochorně, ani jsem si nevedla žádné záznamy o tom, že by byla její semena nějakými zvířaty požírána. Takže i kdyby semena endozoochorní byla, nedokázala bych stanovit proporce semen, která se tak šíří. Navíc endozoochorní šíření nemusí být zcela „distance-independent“, neboť je závislé nejen na pohyblivosti zvířete, ale navíc i na délce doby, jakou semena prochází zaživacím traktem (Pakeman 2001).

### **5.3. Stanoviště vhodná pro *J. montana***

Hned čtyři metody mi měly pomoci stanovit vhodnost stanovišť pro *J. montana*: analýza abiotických faktorů stanovišť, výpočet Bealsova indexu, Ellenbergovy hodnoty a výsevový pokus. Ukázalo se však, že identifikovat vhodná stanoviště není tak jednoduché.

Všechny metody (až na výsevový pokus) jsou založené na předpokladu, že obsazená stanoviště jsou vhodná, zatímco neobsazená stanoviště jsou nevhodná. Jenže druh se může vyskytovat na stanovišti, které pro něj už vlastně vhodné není, a nevyskytovat se na stanovišti, které pro něj vhodné je. Právě tyto „falešné“ prezence a absence druhu na stanovišti mohou výrazně ovlivnit predikce výskytu druhu, tím více, čím vzácnější je druh (Heikkinen 1998).

Problémem analýzy z druhového složení je to, že se spoléhá na spoluvýskyt druhů. Nevíme, jaká část vhodných stanovišť je obsazena indikačními druhy, které také mohou podléhat metapopulační dynamice. Čím bude tento podíl nižší, tím bude predikce více zavádějící (Münzbergová et Herben 2004). Navíc výsledek predikce může být opět ovlivněn výskytem druhů na stanovištích, která pro ně již nejsou vhodná. Takže jedinou metodou, která může jednoznačně poskytnout informaci o vhodnosti stanoviště, jsou dlouhodobé opakované výsevy s dostatečně velkým množstvím semen (Ehrlén et al. 2006).

Bohužel výsledky výsevů se pro určení vhodnosti stanovišť nedaly použít. Zřejmě je silně ovlivnilo extrémní letní klima. Jediné použitelné hodnoty byly jarní počty semenáčů, jenže ty právě nejsou dobrým ukazatelem vhodnosti stanovišť. Ta se totiž může projevit až v dalších stádiích rostliny (např. Ehrlén et Eriksson 2000, Ehrlén et al. 2006). Proto výsevy vůbec nezasahovaly do rozhodování o vhodnostech stanovišť.

Do modelu bylo nakonec vybráno několik variant toho, jaká stanoviště jsou vhodná.

#### 5.4. Model dynamiky *J. montana* v krajině

Zdá se, že všechny informace vstupující do modelu jsou do jisté míry pochybné. Jak ale ovlivňují výsledek modelu? Na čem závisí dynamika *J. montana* v krajině?

V první řadě určitě na schopnosti šíření. Jen dvě ze čtyř disperzních křivek dokázaly šířit v modelu jedince alespoň mezi některými stanovišti. Dokonce jedna z nich disperzní schopnosti silně nadhodnocovala. Pokud se ale uvažuje o schopnosti disperze prostřednictvím zvěře, pak se náhle každé stanoviště stává kolonizovatelným podle své velikosti (Münzbergová et al. 2005). Velmi významně začne proporce semen ovlivňovat výsledek modelu až tehdy, když překročí hranici  $1.E-03$ . Jenže rozptýl možné proporce, která by se v simulovaném území mohla šířit vektorem zvěře, je spočítán až k hodnotě  $7.6E-03$ , takže tuto hranici přesahuje.

Výsledek modelu je tedy silně závislý na proporcí semen šířící se v území, a je navíc umocňován počtem vhodných stanovišť (podobně pro *Succisa pratensis* viz Herben et al. 2006). Jenže právě proporcí semen jsem nebyla schopna přesně stanovit. Navíc proporce ani nebude konstantní v čase, neboť závisí kromě počtu zvířat i na jejich pohyblivosti, která určuje pravděpodobnost setkání s *J. montana*. Scénář může vypadat třeba takto: čím ostrůvkovitější je krajina, tím více se zvěř pohybuje, a tím je i větší pravděpodobnost setkání s *J. montana*; takže nemusí docházet k tak významné změně ve velikosti proporce. To je ovšem pouhá spekulace.

Řekněme, že proporce, která se šíří prostřednictvím zvířat, není ani příliš nízká, ani příliš vysoká ( $1.E-04$ ), a že se semena čas od času šíří i větrem (model PAPPUS). Jak se pak mění rozšíření *J. montana* v krajině v závislosti na množství vhodných stanovišť?

Z modelu se zdá, že počet jedinců v území se s počtem vhodných stanovišť výrazně nemění; dokonce ani když z původního počtu stanovišť zbyde jen desetina. Zato se mění jejich obsazenost; ale to je pochopitelné, neboť jich může celkově být obsazen jen menší počet. Také pravděpodobnost kolonizace se s počtem stanovišť snižuje. Podobná simulace pro *Succisa pratensis* (Münzbergová et al. 2005) ukázala, že zmenšující se počet stanovišť má vliv nejen na počet obsazených stanovišť, ale i na počet všech jedinců v území. To, že naproti tomu *J. montana* má v krajině v podstatě stejný počet jedinců i za sto let, i když má k dispozici tak malý počet stanovišť, je důsledkem jejich obrovských růstových rychlostí.

Výsledek modelu se významně nemění ani při měnící se proporcí disturbancí na stanovištích. Na druhou stranu, tento výsledek je ovlivněn kvalitou výsevů (viz výše). Se zvyšující se proporcí disturbované plochy stanovišť by se měla zvyšovat celková růstová



rychlost populací, a *J. montana* by tak měla být ještě rezistentnější vůči vymírání. Ovlivňovalo by to i absolutní počet šířících se diaspor a tím i pravděpodobnost kolonizace.

Zdalo by se tedy, že *J. montana* je naprosto nezníčitelná. Pomineme-li, že ji zničíme, zničíme-li všechna stanoviště, kde se vyskytuje, pak jediné, co má opravdu vliv na snižování počtu jedinců v území, je frekvence nevhodných stanovištních podmínek – tedy frekvence matic s  $\lambda < 1$ . Zlom ve výsledcích nastává, pokud se nevhodné podmínky začnou vyskytovat u více než 1/3 populací. Míra vlivu nevhodných podmínek na výsledek modelu závisí na tom, jak velké růstové rychlosti mají všechny zúčastněné matice. Čím nižší budou, tím rychlejší bude vymírání jedinců v krajině, a *vice versa*. Zároveň čím větší je růstová rychlost všech zúčastněných matic, tím vyšší může být i frekvence nevhodných podmínek v území. Ale co přesně jsou tyto nevhodné podmínky, které se mi podařilo na jedné z demografických lokalit zachytit, to bohužel nevím.

Ukázalo se sice, že nevhodné podmínky ovlivňují výsledek modelu, jenže způsob, jakým v modelu vystupují, je poněkud nerealistický: v daném roce vždy působí na náhodně vybrané populace, tudíž v jednom roce může mít populace růstovou rychlost  $<1$ , v jiném zase větší. Jenže nevhodné podmínky stanoviště ovlivňující růstovou rychlost se v reálu pravděpodobně pro danou populaci mění už jen k horšímu ( $\lambda$  stále klesá). Správně bych tedy měla určit to, co způsobuje na stanovišti nízké růstové rychlosti, a pak stanoviště klasifikovat podle různých vhodností pro *J. montana* jako méně nebo více vhodná. V modelu by tak byly růstové rychlosti  $<1$  přiřazovány jen určité kvalitě stanovišť.

Ale jistě ne vždy měly populace vyskytující se na dnes nevhodných stanovištích  $\lambda < 1$ . Někdy se jim muselo dařit, jinak by se tam *J. montana* nemohla uchytit. Mění se kvalita stanoviště je tedy dynamický proces. A proto by bylo zapotřebí v modelu zároveň definovat, jaká stanoviště – tedy s jakou kvalitou – se mění v co, a jak často. Vznikl by tak dynamický model krajiny, na němž by byla dynamika *J. montana* závislá. Mění se kvalita stanovišť totiž silně působí na dynamiku druhů v krajině (viz Herben et al. 2006).

Ted' se zdá, že dynamika *J. montana* není metapopulační – příliš neobsazuje vhodná stanoviště (věrohodnost této informace jsem ale zpochybnila výše) a dokáže žít dlouhodobě na lokální úrovni (pravděpodobnost extinkce populací je minimální). Ale kdyby se kvalita stanovišť dynamicky měnila, spíše by to ukazovalo na metapopulační dynamiku. Čím více „nekvalitních“ stanovišť by v krajině bylo a čím menší by byl počet všech stanovišť *J. montana*, tím spíše by se dalo pravděpokládat její vymření v krajině. Podobný vztah mezi

kvalitou stanovišť a jejich celkovým počtem ukazují také pro *Succisa pratensis* Munzbergová et al. (2005).

### 5.5. Druhy s ekologickými nároky podobnými *J. montana*

Druhy s podobnými ekologickými nároky byly vybrány na základě určení stanovišť vhodných pro *J. montana*. Jelikož jsou hned tři varianty toho, která stanoviště jsou vhodná, jsou i tři různé výběry ekologicky podobných druhů.

Samozřejmě se počet vybraných druhů odvíjí od počtu vhodných stanovišť – čím více je stanovišť, tím větší je pravděpodobnost, že druh bude přítomen právě na těchto vhodných stanovištích. Jedna metoda, s nejmenším počtem vhodných stanovišť, nevybrala dokonce žádné druhy. To naznačuje, že žádný ze zaznamenaných druhů nekopíruje v krajině rozšíření *J. montana*. Ale i tak jejich dynamika může být podobná. Pokud totiž podléhají metapopulační dynamice, mohou se náhodou vyskytovat právě na těch vhodných stanovištích, kde *J. montana* aktuálně není.

Informace o rozšíření druhů v krajině byla získávána sběrem fytoecologických snímků. Fytoecologický snímek je ale pouhým výběrem vegetace. Nezaznamená všechny druhy na stanovišti. Některé druhy nebyly vybrány, protože nebyly dost časté ve fytoecologických snímcích. Možná, že kdyby se zaznamenávala přítomnost všech druhů a dokonce i v jiné vegetaci než ve studovaných společenstvech, dopadl by výběr jinak.

Druhy, které byly vybrány, by mohly být svým způsobem charakteristické pro výskyt s *J. montana* i na větší škále. Lze totiž předpokládat, že pokud má nějaký druh dynamiku podobnou *J. montana*, vyskytuje se s ní často i jinde než jen na Horažďovicku. Ale z celkového počtu 12 druhů jen 4 jsou považovány v Katalogu biotopů České republiky (Chytrý et al. 2001) za diagnostické druhy svazů, v nichž se *J. montana* také vyskytuje: *Dianthus deltoides*, *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella* (Acidofilní trávníky mělkých půd) a *Scleranthus perennis* (tamtéž, navíc ještě Acidofilní vegetace efemér a sukulentů). Tyto druhy tedy mají tendenci se s *J. montana* vyskytovat i na větší prostorové škále.

Navíc *Dianthus deltoides* je jediný druh, který byl vybrán hned dvakrát jako rostlina s výskytem omezeným na vhodná stanoviště *J. montana*. Takže jeho rozšíření je ze všech vybraných druhů nejpodobnější rozšíření *J. montana*.

Z toho se ještě nic usuzovat nedá. Důležitější je, jak jsou si podobné hodnoty vlastností určujících dynamiku *J. montana* v krajině.

## 5.6. Podobnost dynamiky vybraných druhů a *J. montana*

Zjistila jsem, že nejdůležitější vlastnosti pro dynamiku *J. montana* v krajině jsou růstová rychlost lokálních populací a schopnost dálkového šíření. Začala jsem tedy shánět hodnoty těchto vlastností pro vybrané druhy. Ale jak se říká, „padla kosa na kámen“. Hodnoty růstových rychlostí v žádné databázi nejsou. Občas jsou dostupné alespoň údaje o hmotnosti semen. Ale zatímco s větší hmotností stoupá pravděpodobnost uchycení semenáčů, klesá jejich produkce. Jaký to pak má vliv na růstovou rychlost, se odvodit nedá. Takže jsem se rozhodla druhy poměřit alespoň na základě jejich životních strategií (Grime et al. 2007), které v sobě nesou charakteristiky druhu, jako je třeba produkce semen, schopnost obsazovat stanoviště atp.

Porovnat schopnost šíření vybraných druhů a *J. montana* jsem chtěla na základě znalosti *terminal velocity* a výšky rostlin, a také na základě informace, zda se u druhu předpokládá šíření prostřednictvím zvěře (nejlepší by bylo provést u vybraných druhů terénní pokus, jaká proporce semen se na srst zvířat přichytává, ale to už z časových důvodů nebylo možné).

Nakonec jsem zjistila, že sehnat hodnoty *terminal velocity* je také nespílitelný úkol. Měly by sice být zveřejněny v databázi LEDA (2007), ale ta ukazuje informace jen pro prvních 200 druhů v abecedě, což z vybraných druhů není ani jeden. Bylo by ji ovšem možno zjistit experimentálně, ale to se z časových důvodů nestihlo.

Takže jediné, co mi zbylo k porovnání, jsou informace o morfologii (vztah k vektoru šíření obecně (např. Fischer et al. 1996, Tackenberg et al. 2003a)), hmotnosti (vztah k šíření větrem (např. Jongejans et Telenius 2001)) a velikosti diaspor (vztah k šíření větrem (např. Tackenberg et al. 2003a, Bullock et Clarke 2000)), a o výšce rostlin (vztah k šíření větrem (např. Tackenberg 2003)).

Navíc údaje, které jsem sehnala, nebyly (až na výšky rostlin) nikdy k dispozici pro všechny druhy.

Z toho, co jsem sehnala, se dá vyvodit následující: *Poa compressa* má stejnou životní strategii jako *J. montana*, takže k tomu, aby v krajině přežily, mají podobnou potřebu šíření a produkce semen. Těžko říci, zda se *Poa compressa* může šířit vektorem zvěře; k šíření větrem by měla být spíše hůře uzpůsobená než *J. montana*, neboť ačkoli jsou si výšky obou rostlin podobné, hmotnost semen *J. montana* je řádově nižší.

Hned potom mají životní strategii nejpodobnější strategii *J. montana* dvakrát vybraný druh *Dianthus deltoides* společně s druhy *Hieracium pilosella* a *Luzula campestris*: jsou ale odolnější proti stresu a méně proti disturbancím. V podstatě hned za nimi, ale z druhé strany

trojúhelníku, je *J. montana* nejbliže *Apera spica-venti*: nesnese žádnou míru kompetice, ani tak velkou míru stresu, zato snese větší množství disturbancí.

*Dianthus deltoides*, který by měl být na schopnosti šíření závislý méně než *J. montana*, má sice podobnou výšku jedinců, zato jsou jeho semena těžší, takže se zřejmě opravdu větrem šíří hůře. O schopnosti šířit se na srsti zvířat nemám žádné informace.

Podobně vyšší hmotnost semen má i *Hieracium pilosella*. Navíc jeho jedinci zřejmě dosahují nižšího věku. Zato jsou semena vybavena chmýrem, takže jsou lépe přizpůsobená pro šíření jak větrem, tak zřejmě vektorem zvěře.

Semena hmotnostně nejpodobnější *J. montana* má *Apera spica-venti*, takže ta by opravdu mohla být podobně závislá na šíření větrem. Informace o schopnosti šíření na srsti zvířat mi ale opět chybí.

Jediné druhy, pro něž jsem našla záznamy o možné schopnosti šířit se vektorem zvěře, jsou *Festuca ovina*, *Helianthemum grandiflorum* ssp. *obscurum* a *Holcus mollis*. Jejich životní strategie je ale strategií *J. montana* už relativně vzdálená.

Co z toho všeho lze tedy vyvodit? Myslím, že z takových nekompletních informací nelze vyvodit vůbec nic, natož podobnost dynamiky druhu s dynamikou druhu jiného.

## 6. Závěr

*Jasione montana* L. je rostlina dobře přizpůsobená pro přežívání ve fragmentované krajině. Její výskyt je do jisté míry závislý na počtu stanovišť a schopnosti šíření. Velké rozpětí hodnot jak schopnosti šíření, tak počtu stanovišť, nemá vliv na dynamiku *J. montana*, ale po překročení tohoto rozpětí se s větším počtem stanovišť a větší schopností šíření pomocí zvěře více vyskytuje v krajině. V opačném smyslu to však tak úplně neplatí. *J. montana* je totiž schopna dlouhodobě přežít v krajině i na velmi malém počtu stanovišť, neboť její lokální dynamika zajišťuje stále dostatečný počet jedinců.

To, zda z krajiny úplně vymizí, je otázkou častosti nepříznivých podmínek, kdy je  $\lambda < 1$ . Jejich častost zároveň musí být relativně vysoká, aby to udusilo vysokou schopnost druhu produkovat nové jedince. Problém nastává, pokud se neznámé podmínky, které se vyskytují na jedné z demografických lokalit, začnou vyskytovat v krajině častěji. Ty jediné totiž, jak se zdá, mají opravdu vliv na dynamiku *J. montana* v krajině. Pokud by se měly vyskytovat často, pak při nevznikání nových vhodných stanovišť by *J. montana* pravděpodobně vymřela. Pro stanovení vlivu měnících se podmínek stanoviště by bylo vhodné použít model, který zahrnuje informaci o dynamických změnách krajiny.

Pokud jde o nalezení rostlin s podobnými ekologickými nároky, to je problém. Rozhodně lze říci, že v krajině se nevyskytuje žádná rostlina (zachycená ve fytoecologických snímcích), jejíž dynamika by kopírovala dynamiku *J. montana*.

Usuzování na podobnou dynamiku druhů na základě znalosti klíčových vlastností určujících dynamiku *J. montana* v krajině není možné. Prozatím se totiž v dostupných databázích nedají nalézt potřebné informace.

## 7. Citovaná literatura

- Alvarez-Buylla, E. R. et Slatkin, M. (1994) Finding confidence limits on population-growth rates – 3 real examples revised. *Ecology* 75: 255–260.
- Bastin, L. et Thomas, C. D. (1999) The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecology* 14: 493-507.
- Broekhuizen, S. et Maaskamp, F. (1982) Movement, home range and clustering in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in The Netherlands. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47: 22-32.
- Bullock, J. M. et Clarke, R.T. (2000) Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124 (4): 506-521.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sunderland.
- Crawley, M. J. (2002) *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis using S-Plus*. Chichester.
- de Kroon, H., van Groenendael, J., Ehrlén, J. (2000). Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607–618.
- Ehrlén, J. et Eriksson, O. (2000) Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Ehrlén, J., Münzbergová, Z., Diekmann, M., Eriksson, O. (2006) Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment. *Journal of Ecology* 94: 1224-1232.
- Ellenberg, H. (1988) *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge.
- ESRI (2005) *ArcMap 9.1, licence ArcInfo*. ESRI, Inc.
- Fischer, S. F., Poschlod, P. et Beinlich, B. (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33: 1206-1222.
- Flynn, S., Turner, R.M., et Stuppy, W.H. (2006) *Seed Information Database* (release 7.0, Oct. 2006), <http://www.kew.org/data/sid>.
- Freckleton, R. P. et Watkinson, A. R. (2002) Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology* 90: 419-434.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. et Hunt, R. (2007) *Comparative Plant Ecology*. Dalbeattie.

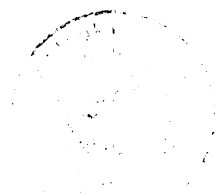
- Hanski, I. (1989) Metapopulation dynamics – does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution* 4: 113-114.
- Heikkinen, R. K. (1998) Can richness patterns of rarities be predicted from mesoscale atlas data? A case study of vascular plants in the Kevo reserve. *Biological Conservation* 83: 133–143.
- Hennekens, S. M. (1996) TURBO(VEG): *Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. User's guide*. Lancaster.
- Herben, T., Münzbergová, Z., Mildén, M., Ehrlén J., Cousins, S. A. O. et Eriksson, O. (2006) Long-term spatial dynamics of *Succisa pratensis* in a changing rural landscape: linking dynamical modelling with historical maps. *Journal of Ecology* 94 (1): 131-143.
- Hewson, R. et Hinge, M. D. C. (1990) Characteristics of the Home Range of Mountain Hares *Lepus timidus*. *Journal of Applied Ecology* 27: 651-666.
- Higgins, S. I., Richardson, D. M. et Cowling, R. M. (2000) Using a dynamic landscape model for planning the management of alien plant invasions. *Ecological Applications* 10: 1833-1848.
- Hooftman, D. A. P., van Kleunen, M. et Diemer, M. (2003) Effects of habitat fragmentation on the fitness of two common wetland species, *Carex davalliana* and *Succisa pratensis*. *Oecologia* 134: 350-359.
- Hunt, R., Hodgson, J. G., Thompson, K., Bungener, P., Dunnett, N., et Askew, A. P. (2004) A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Applied Vegetation Science* 7: 163-170.
- Husband, B. C. et Barrett, S. C. H. (1996) A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology* 84: 461-469.
- Chytrý M., Kučera T. et Kočí M. (eds.) (2001) *Katalog biotopů České republiky*. Praha.
- Chytrý, M. et Rafajová, M. (2003) Czech National Phytosociological Database: base statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia* 75: 1-15.
- Islam, Z. et Crawley, M. J. (1983) Compensation and regrowth in ragwort (*Senecio jacobaea*) attacked by cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*). *Journal of Ecology* 71: 829–843.
- Janeau, G. et Spitz, F. (1984) L'espace chez le sanglier: occupation et mode d'utilisation journalier. *Gibier Faune Sauvage* 1: 73-89.
- Jongejans, E. et Telenius, A. (2001) Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant Ecology* 152: 67-78.
- Klotz, S., Kühn, I. et Durka, W. (eds.) (2002) *BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland*. Bonn.

- Kodym, O. (ed.) (1967) *Regionální geologie ČSSR: atlas map 1:1000 000*. Praha.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun., Kaplan, Z., Kirschner, J. et Štěpánek, J. (eds.) (2002) *Klíč ke květeně České republiky*. Praha.
- LEDA (2007) <http://www.leda-traitbase.org>.
- Lindborg, R., Cousins, S. A. O. et Eriksson, O. (2005) Plant species response to land-use change – *Campanula rotundifolia*, *Primula veris* and *Rhinanthus minor*. *Ecography* 28 (1): 22-36.
- Mouissie, A. M. (2004) *Seed dispersal by large herbivores: Implications for the restoration of plant biodiversity*. Proefschrift aan de Rijksuniversiteit Groningen, Netherlands.
- MATLAB (2005) MATLAB 7.0.4.365, The MathWorks, Inc.
- Maurer, K., Durka, W. et Stöcklin, J. (2003) Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics. *Basic and Applied Ecology* 4: 307-316.
- Mikulčák, J., Klimeš, B., Široký, J., Šůla, V. et Zemánek, F. (1988) *Matematické, fyzikální a chemické tabulky pro střední školy*. Praha.
- Münzbergová, Z. (2004) Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854-867.
- Münzbergová, Z. (2006) Effect of population size on prospect of species survival. *Folia Geobotanica* 41: 137-150.
- Münzbergová, Z. et Herben, T. (2004) Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species. *Oikos* 105: 408-414.
- Münzbergová, Z., Mildén, M., Ehrlén, J. et Herben, T. (2005) Population viability and reintroduction strategies: a spatially explicit landscape-level approach. *Ecological Applications* 15 (4): 1377-1386.
- Neuhäuslová, Z. et al. (2001) *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky*. Praha.
- Olivier, C. et Didier, A. (2005) Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: towards a standardised protocol. *Plant Ecology* 176: 101-112.
- Pakeman, R. J. (2001) Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography* 28: 795-800.
- Parnell, J. A. N. (1985) Biological flora of The British Isles: No 157 – *Jasione montana* L. *Journal of Ecology* 73: 341-358.
- Prevosto, B., Hill, D. R. C. et Coquillard, P. (2003) Individual-based modelling of *Pinus sylvestris* invasion after grazing abandonment in the French Massif Central. *Plant Ecology* 168 (1): 121-137.



- Quitt, E. (1971) *Klimatické oblasti Československa*. Brno.
- Russo, L., Massei, G. et Genov, P. V. (1997) Daily home range and activity of wild boar in a Mediterranean area free from hunting. *Ethology, Ecology & Evolution* 9:287-294.
- Rühe, F. et Hohmann, U. (2004) Seasonal locomotion and home-range characteristics of European hares (*Lepus europaeus*) in an arable region in central Germany. *European Journal of Wildlife Research* 50: 101–111.
- S-Plus (2000) *Professional Edition for Windows, Release 2*. MathSoft Inc.
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefeuvre, K., Martin, S., et Van Laere, G. (2005) Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology* 267: 301–308.
- Saunders, G. et Kay, B. (1991) Movements of feral pigs (*Sus scrofa*) at Sunny Corner, New South Wales. *Wildlife Research* 18: 49-61.
- Shigesada, N., Kawasaki, K. et Takeda, Y. (1995) Modeling stratified diffusion in biological invasions. *American Naturalist* 146: 229-251.
- Slavík, B. (ed.) (2000) *Květena České republiky 6*. Praha.
- Soons, M. B. et Heil, G. W. (2002) Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs. *Journal of Ecology* 90: 1033-1043.
- Soons, M. B., Nathan, R. et Katul, G. G. (2003a) Determinants of long-distance seed dispersal by wind dispersal in grasslands. In Soons, M. B., *Habitat fragmentation and connectivity: Spatial and temporal characteristics of colonization process in plants*, Universiteit Utrecht, Netherlands.
- Soons, M. B., Messelink, E. et Heil, G. W. (2003b) Fragmentation and connectivity of species-rich semi-natural grasslands. In Soons, M. B., *Habitat fragmentation and connectivity: Spatial and temporal characteristics of colonization process in plants*, Universiteit Utrecht, Netherlands.
- SPSS (2002) *SPSS for Windows (Release 11.5.1)*. SPSS, Inc.
- StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6.
- Šašek, J. (2005) *Fragmentovaná pastevní krajina ve středním Pootaví*. Diplomová práce, depon. in: Knih. Kat. Bot. PůF UK Praha.
- Tackenberg, O. (2003) Modelling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs* 73: 173-189.
- Tackenberg, O., Poschlod, P. et Bonn, S. (2003a) Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs* 73: 191-205.

- Tackenberg, O., Poschlod, P. et Kahmen, S. (2003b) Dandelion Seed Dispersal: The Horizontal Wind Speed Does Not Matter for Long-Distance Dispersal – it is Updraft! *Plant biology* 5: 451-454.
- ter Braak, C. J. F. et Šmilauer, P. (1998) *CANOCO Rreference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination*. Ithaca.
- Thompson, K., Bakker, J. P., Bekker, R. M. et Hodgson, J. G. (1998) Ecological Correlates of Seed Persistence in Soil in the North-West European Flora. *Journal of Ecology* 86: 163-169.
- Tichý, L. (2001) *JUICE 4.1 Software user's guide*. Brno.
- Tomášek, M. (2003) *Půdy České republiky*. Praha.
- Tremlová-Blažková, K. (2005) *Vliv vlastností druhů a prostorové struktury krajiny na současné rozšíření druhů suchých trávníků*. Diplomová práce. Depon. in. Knih. Kat. Bot. PřF UK. Praha.
- Tufto, J., Andersen, R. et Linnell, J. (1996) Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: The Roe Deer. *Journal of Animal Ecology* 65: 715-724.
- Vaněček, J. (1969) *Květena Horažďovicka*. Plzeň.









### III. VÝSLEDKY MYSLIVECKÉHO HOSPODAŘENÍ

#### 1. Lov zvěře a zazvěřování za rok 2002 a jarní kmenové stavy zvěře k 31. 3. 2003

Druh zvěře	Číslo řádku v tab.	Skutečný lov zvěře				Umytí celkem	Provedené zazvěřování (významné dospělou zvěří)	Jarní kmenové zvěře k 31. 3. 2003 (sčítány)
		Planý lov zvěře (odsázel / odchyť)	bez ohledu na druh honitby		z toho lov v oborech			
		48	49	50	51	52	53	54
Jelení	87							
Laň	88							
Kolouch	89							
Zvěř jelení celkem	90							
Daněk	91							
Daněček	92							
Daněček	93							
Zvěř daní celkem	94							
Muflon	95							
Muflon	96							
Muflon	97							
Zvěř mufloní celkem	98							
Smec	99	11	11					13
Smec	100	3	3					12
Smec	101	6	6					11
Zvěř smecí celkem	102	26	26					36
Čach	103	1	8					1
Čach	104	1	8					1
Čach	105	2	1					2
Zvěř čachí celkem	106	2	8					1
Čach	107	6	1					5
Čach	108							
Laň	109							
Kolouch	110							
Zvěř laň celkem	111							
Jelení vrzinská	112							
Lyžec	113							
Kolouch	114							
Zvěř jelení celkem	115							
Kamzík	116							
Kamzík	117							
Kamzík	118							
Zvěř kamzíci celkem	119							
Lošec	120							
Lošec	121							
Lošec	122							
Zvěř loš celkem	123							
Zajíc	124							33
Králik	125							
Koroptev	126							18
Bažant kohoutí	127							8
Bažant slepičí	128							25
Bažant královský	129							
Zvěř bažantí celkem	130							33
Divoká kachna	131		15					30
Divoká husa	132							

## PŘÍLOHA 2

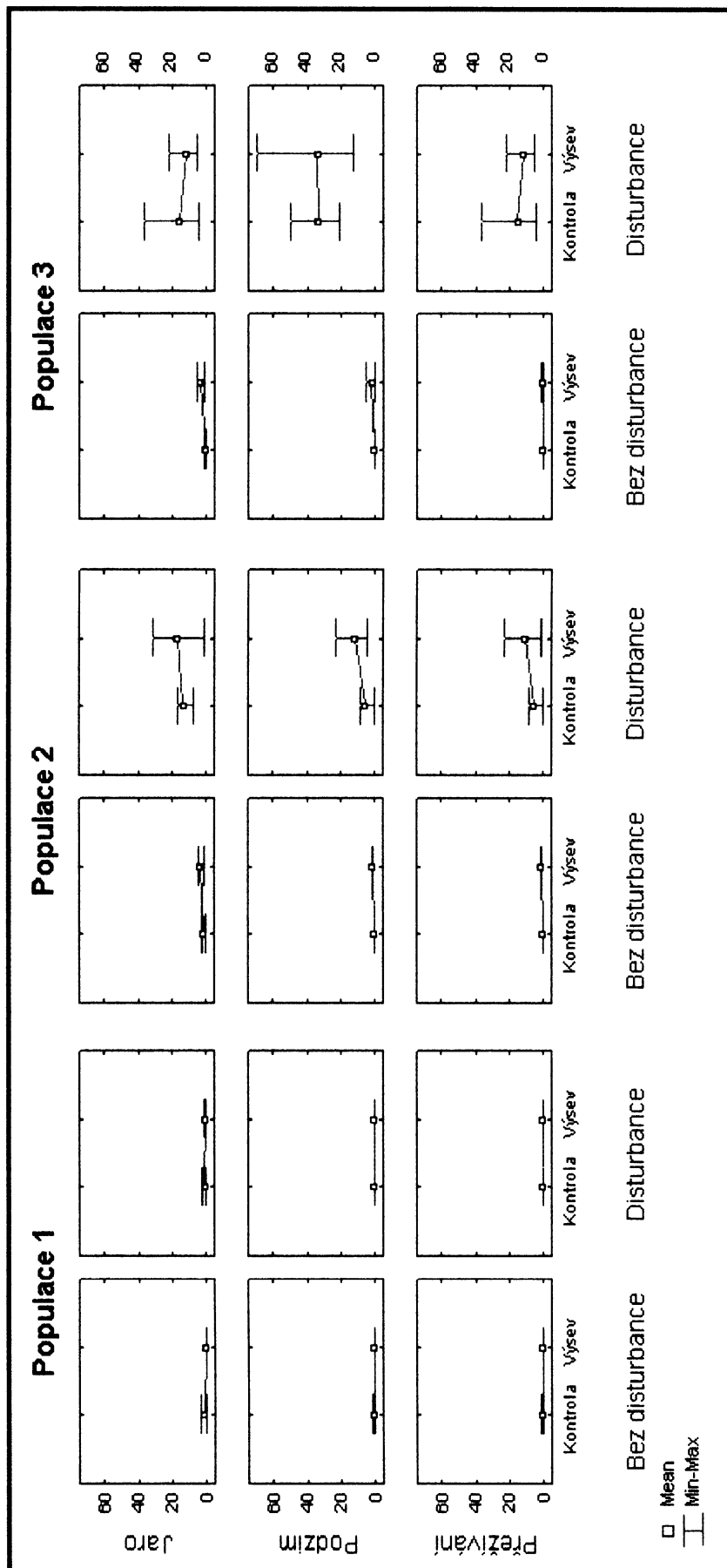
### Seznam abiotických faktorů

SBÍRANÉ ABIOTICKÉ FAKTORY		Zkratka	
O kazu	Určení typu kazu	S ničím nesousedící K něčemu přiléhající Mez Okraj lesa	T1 T2 T3 T4
	Na kazu je přítomno	Zídka nebo linie z balvanů Cesta Stavení	zidlin ces stav
		Je v centru kazu	cen
		Plocha	plo
		Orientace	ori
O stanovišti		Sklon	skl
	Kontaktní "vegetace"	Pole	pol
		Louka	lou
		Les	les
		Křoví	kro
		Cesta	ces
	Substrát	Silnice	sil
		Hluboká půda	hlp
		Mělká půda	mlp
		Štěrk	ster
	Snos balvanů	snos	
	Kamenný rozpad	bal	
Vegetace stanoviště	Hustota zápoje	zap	

Faktory, které nesledoval J. Šašek, jsou barevně vyznačeny.

# PŘÍLOHA 3

## Výsevy demografických lokalit



Počty jarních, podzimních a přezívajících semenáčů ve výsevech všech demografických lokalit. V grafu jsou zobrazeny jak počty semenáčů všech tří výsevových plošek (maximum, střed, a minimum) připadajících na daný management výsevu, tak stejným způsobem i počty semenáčů ve třech kontrolních ploškách.



## PŘÍLOHA 4 Korelační matice

	plo	T1	T2	T3	pol	lou	les	kro	ces	ori	hlp	ster	bal	cen	skl
plo	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T1	-0.07	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T2	0.18	-0.36	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T3	-0.04	-0.33	-0.53	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pol	0.16	0.32	-0.13	-0.25	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
lou	-0.15	0.01	-0.04	0.14	-0.70	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-
les	-0.15	-0.08	0.26	-0.52	0.22	-0.37	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-
kro	0.16	-0.02	0.08	0.12	-0.01	-0.29	-0.44	1.00	-	-	-	-	-	-	-
ces	0.04	-0.28	-0.05	0.45	-0.40	0.06	-0.38	0.01	1.00	-	-	-	-	-	-
ori	0.09	0.07	-0.12	0.04	0.09	0.04	-0.07	0.01	-0.07	1.00	-	-	-	-	-
hlp	-0.20	-0.10	0.15	-0.02	-0.18	0.17	0.07	-0.06	-0.06	-0.13	1.00	-	-	-	-
ster	0.17	0.03	-0.06	-0.00	0.23	-0.17	-0.06	0.10	-0.07	0.29	-0.31	1.00	-	-	-
bal	-0.20	-0.04	0.07	0.01	-0.13	0.13	0.02	-0.10	0.01	-0.07	0.80	-0.22	1.00	-	-
cen	-0.09	-0.04	0.28	-0.26	-0.29	0.27	0.16	0.04	-0.21	-0.08	0.30	-0.20	0.17	1.00	-
skl	-0.06	0.02	0.01	0.07	0.04	-0.16	-0.04	0.28	-0.16	0.12	0.10	0.04	0.02	-0.01	1.00

Korelační matice abiotických faktorů datového souboru Abi1. Všechny uvedené faktory byly step-wise regresí vybrány jako přispívající k vysvětlení přítomnosti *J. montana* na stanovišti. Průkazné korelace ( $p < 0.05$ ) jsou označeny červeně. Vysvětlivky zkratk jsou v Příloze 2.

	T1	T2	T3	pol	lou	les	kro	ces	hlp	ster	bal	cen	skl
T1	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T2	-0.37	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T3	-0.34	-0.53	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pol	0.35	-0.14	-0.24	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-
lou	-0.01	-0.03	0.14	-0.69	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-
les	-0.09	0.26	-0.51	0.14	-0.33	1.00	-	-	-	-	-	-	-
kro	-0.03	0.08	0.12	-0.06	-0.26	-0.42	1.00	-	-	-	-	-	-
ces	-0.28	-0.04	0.44	-0.41	0.08	-0.36	0.03	1.00	-	-	-	-	-
hlp	-0.12	0.15	-0.01	-0.21	0.19	0.08	-0.04	-0.05	1.00	-	-	-	-
ster	0.06	-0.07	-0.01	0.30	-0.20	-0.09	0.07	-0.09	-0.33	1.00	-	-	-
bal	-0.06	0.07	0.01	-0.16	0.15	0.03	-0.08	0.02	0.80	-0.23	1.00	-	-
cen	-0.05	0.27	-0.26	-0.30	0.28	0.17	0.04	-0.20	0.30	-0.21	0.18	1.00	-
skl	0.05	-0.00	0.06	0.09	-0.18	-0.05	0.26	-0.17	0.09	0.06	0.01	-0.02	1.00

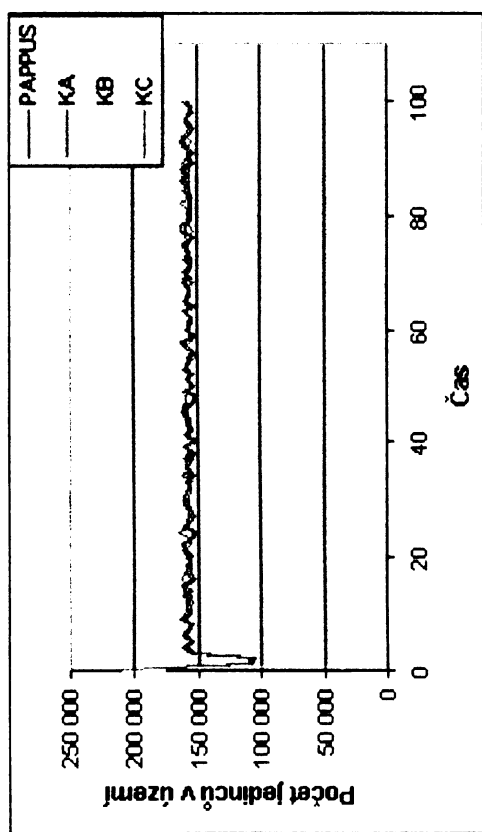
Korelační matice abiotických faktorů datového souboru Abi3. Jsou uvedeny nejen faktory, které byly step-wise regresí vybrány jako přispívající k vysvětlení přítomnosti *J. montana* na stanovišti, ale i ty, které při zahrnutí dat J. Šaška vybrány nebyly (označeny žlutě). Průkazné korelace ( $p < 0.05$ ) jsou označeny červeně. Vysvětlivky zkratk jsou v Příloze 2.

	Světlo	Vlhkost	Teplota	Kontinentalita
Světlo	1.00	-	-	-
Vlhkost	-0.61	1.00	-	-
Teplota	0.29	-0.33	1.00	-
Kontinentalita	-0.07	0.09	0.05	1.00

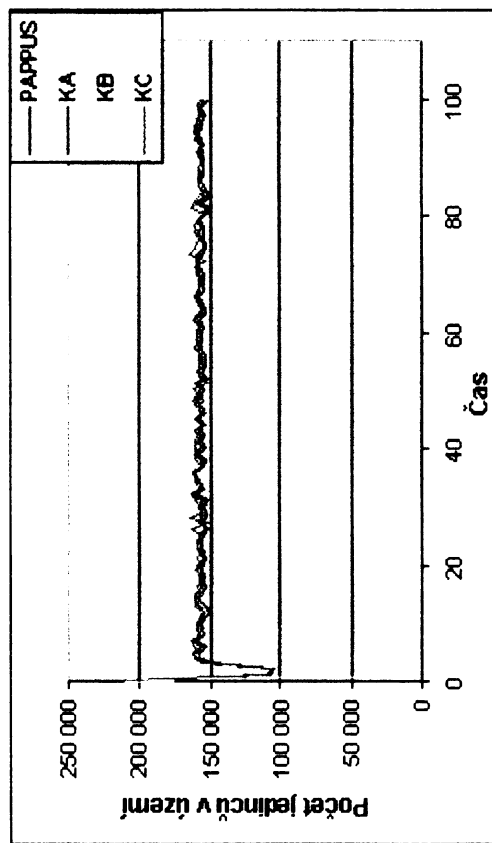
Korelační matice kategorií Ellenbergových hodnot přispívajících k vysvětlení přítomnosti *J. montana* na stanovišti. Průkazné korelace ( $p < 0.05$ ) jsou označeny červeně.

## PŘÍLOHA 5

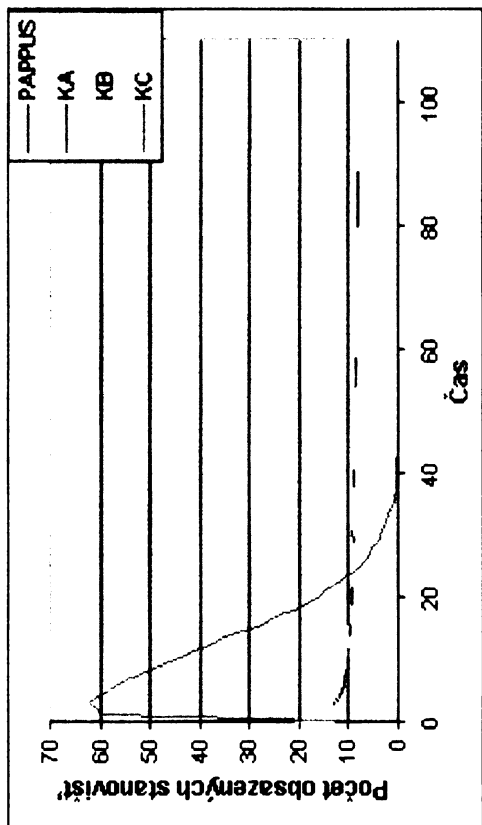
### Vývoj počtu jedinců v území a počtu obsazených stanovišť (simulace)



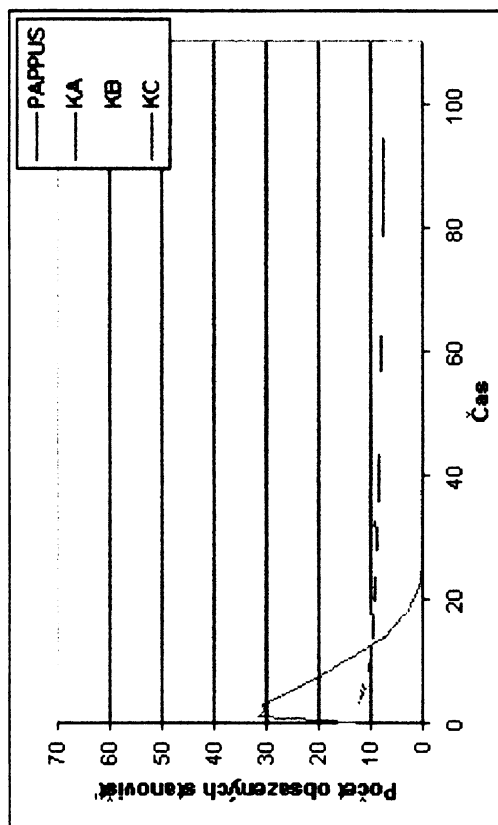
Vývoj počtu jedinců v území při různé křivce šíření. Vhodná stanoviště z metody Abil (tj. 104 stanovišť).



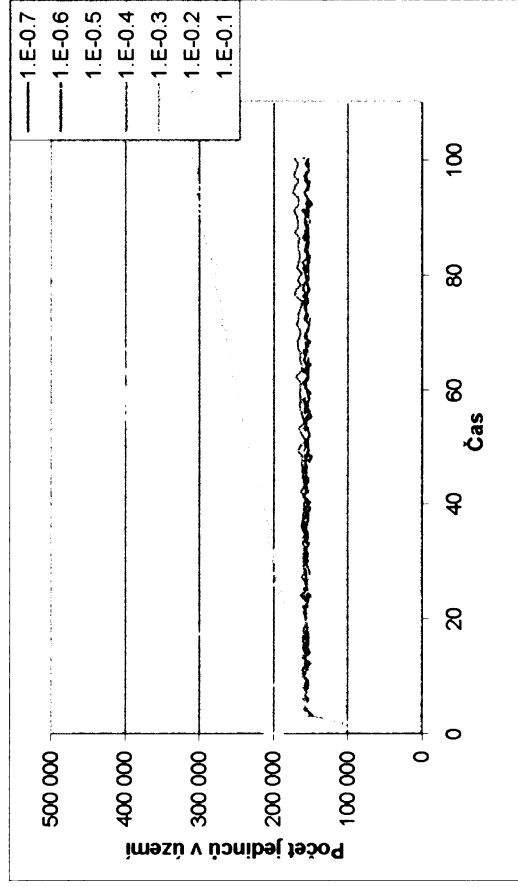
Vývoj počtu jedinců v území při různé křivce šíření. Vhodná stanoviště z metody Beals3 (tj. 59 stanovišť).



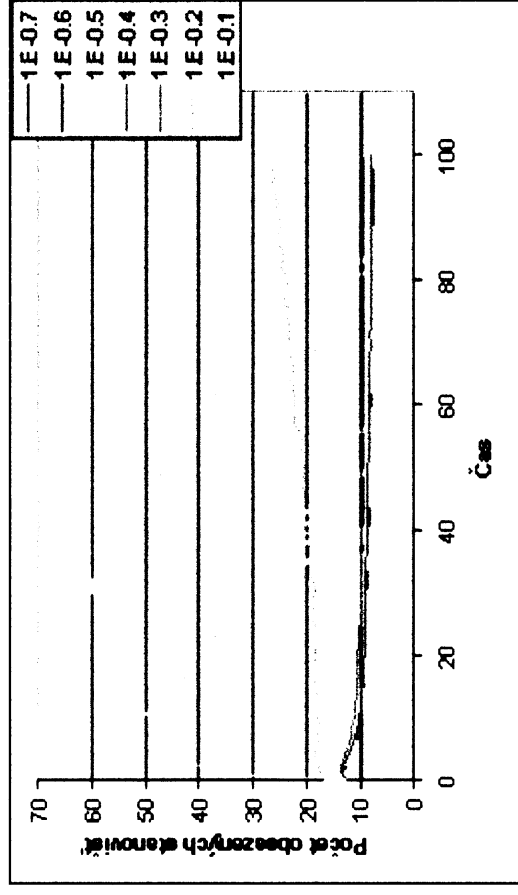
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území při různé křivce šíření. Vhodná stanoviště z metody Abil (tj. 104 stanovišť).



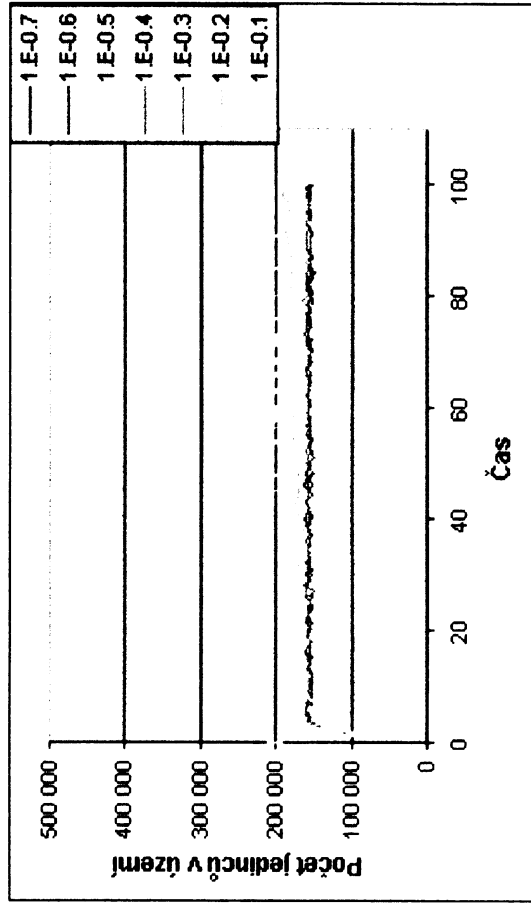
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území při různé křivce šíření. Vhodná stanoviště z metody Beals3 (tj. 59 stanovišť).



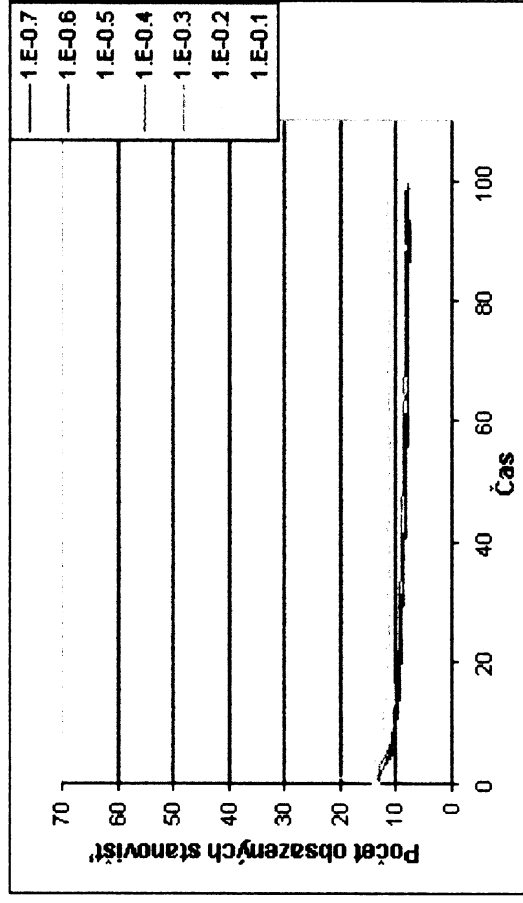
Vývoj počtu jedinců v území v simulacích založených na šíření různé proporce semen. Proporce semen ( $10^7 \cdot 10^{-1}$ ) byly zároveň používány s výsledky modelu PAPPUS. Vhodná stanoviště z metody Abil (tj. 104 stanovišť).



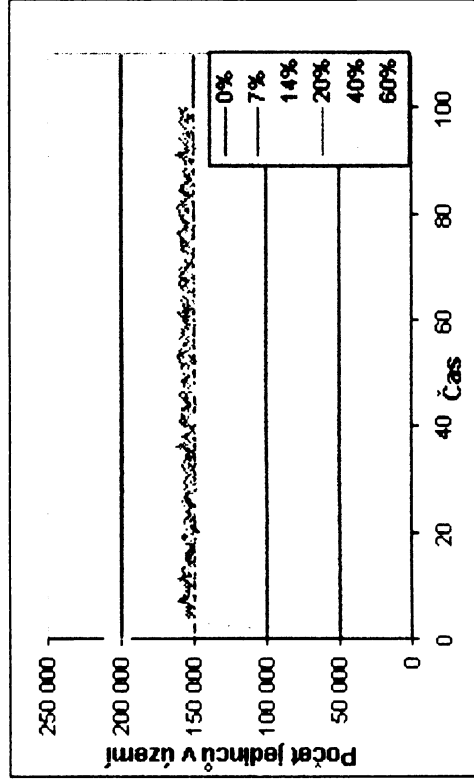
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v simulacích založených na šíření různé proporce semen. Proporce semen ( $10^7 \cdot 10^{-1}$ ) byly zároveň používány s výsledky modelu PAPPUS. Vhodná stanoviště z metody Abil (tj. 104 stanovišť).



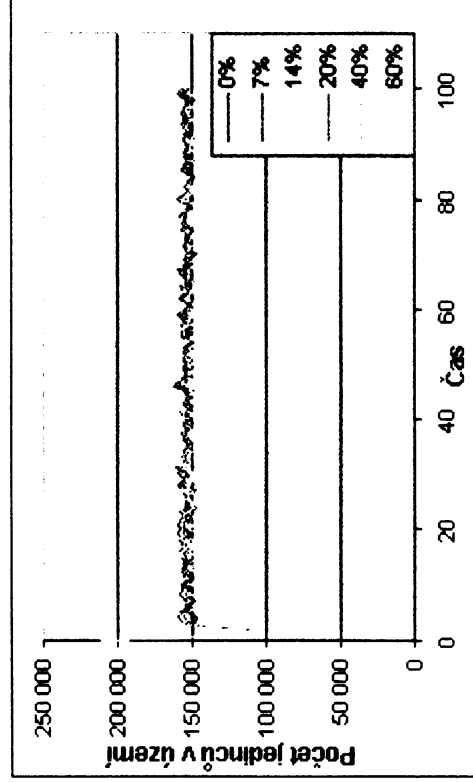
Vývoj počtu jedinců v území stanovišť v simulacích založených na šíření různé proporce semen. Proporce semen ( $10^7 \cdot 10^{-1}$ ) byly zároveň používány s výsledky modelu PAPPUS. Vhodná stanoviště z metody Beals3 (tj. 59 stanovišť).



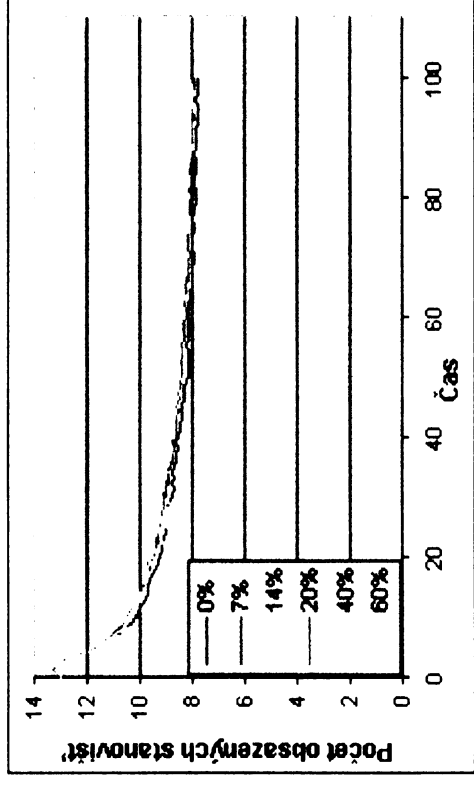
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v simulacích založených na šíření různé proporce semen. Proporce semen ( $10^7 \cdot 10^{-1}$ ) byly zároveň používány s výsledky modelu PAPPUS. Vhodná stanoviště z metody Beals3 (tj. 59 stanovišť).



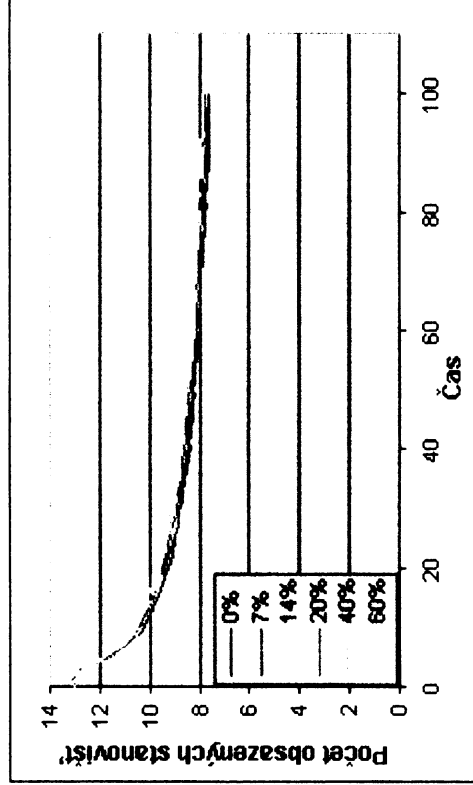
Vývoj počtu jedinců v území v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Abil (104 stanovišť).



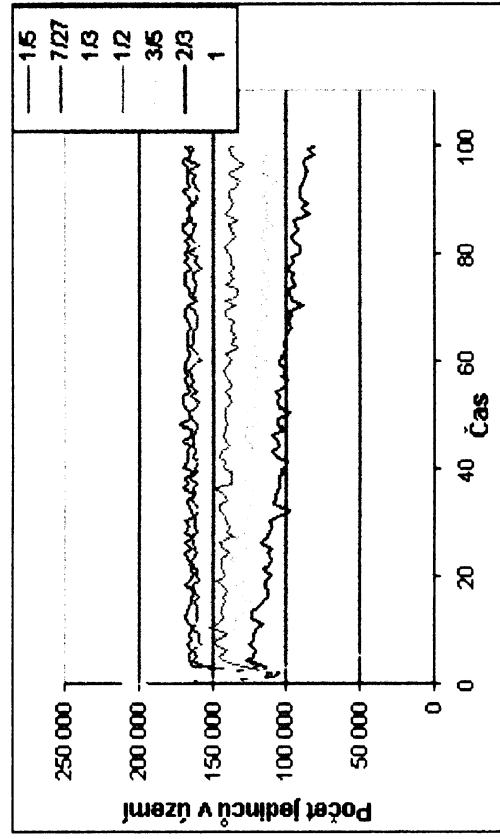
Vývoj počtu jedinců v území v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Beals3 (59 stanovišť).



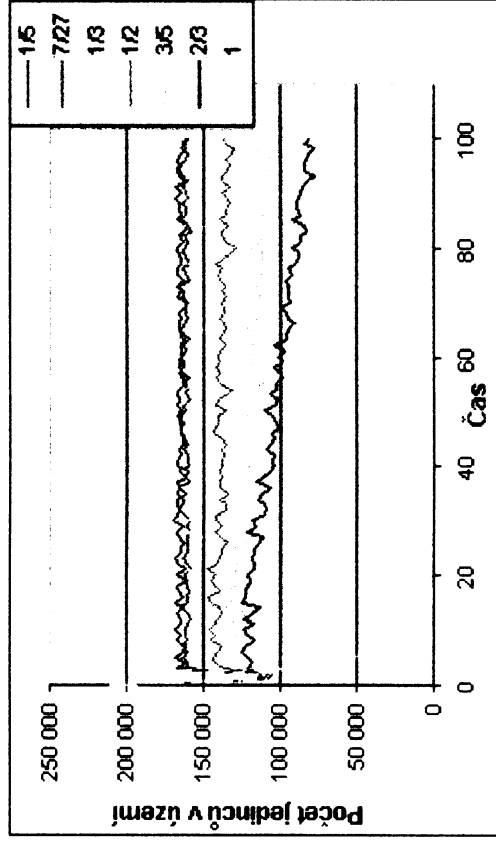
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Abil (104 stanovišť).



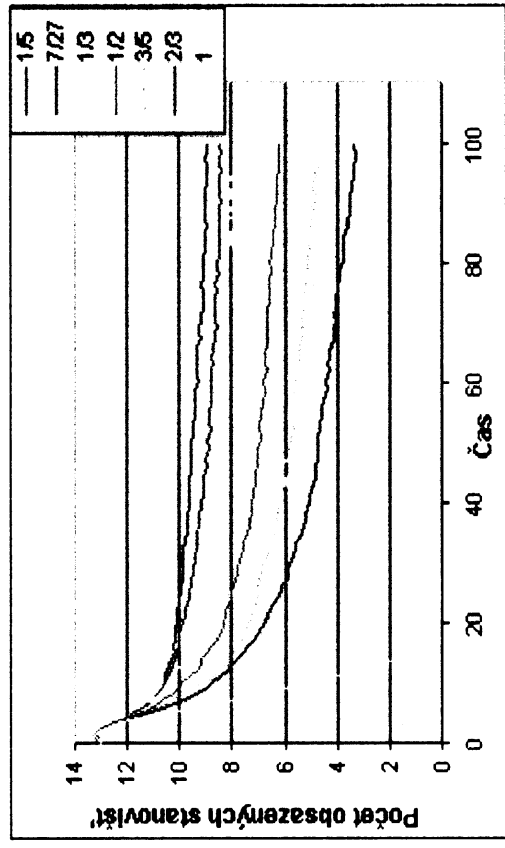
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v závislosti na procentu disturbované plochy stanoviště. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Beals3 (tj. 59 stanovišť).



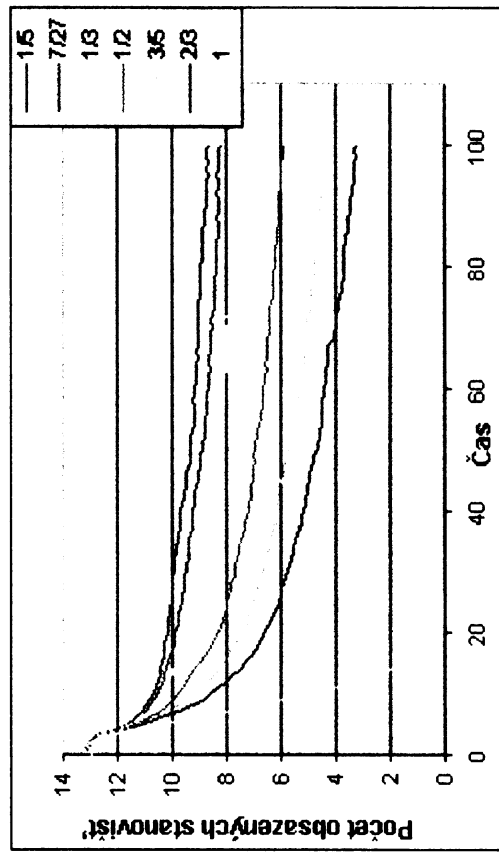
Vývoj počtu jedinců v území v závislosti na frekvenci přechodových matic  $s \lambda < 1$ . Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Abil (104 stanovišť).



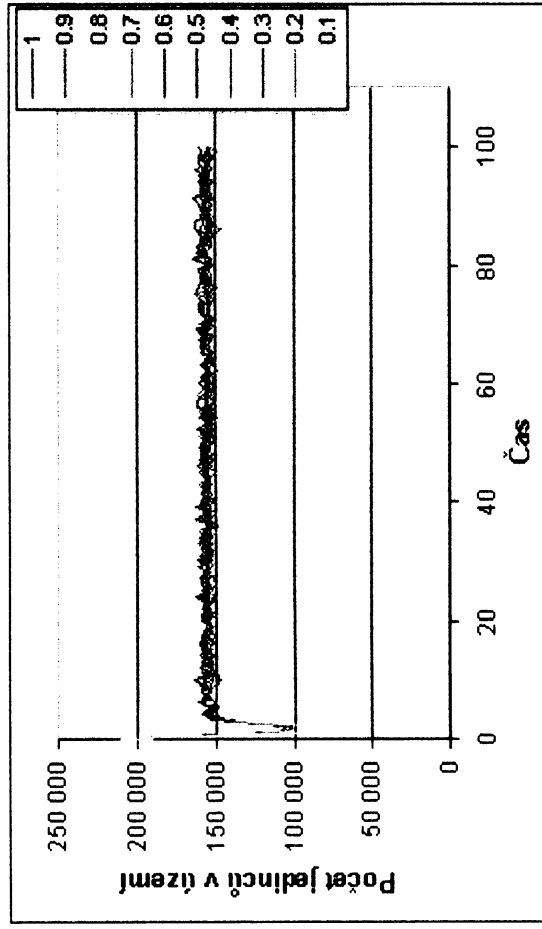
Vývoj počtu jedinců v území v závislosti na frekvenci přechodových matic  $s \lambda < 1$ . Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Beals3 (59 stanovišť).



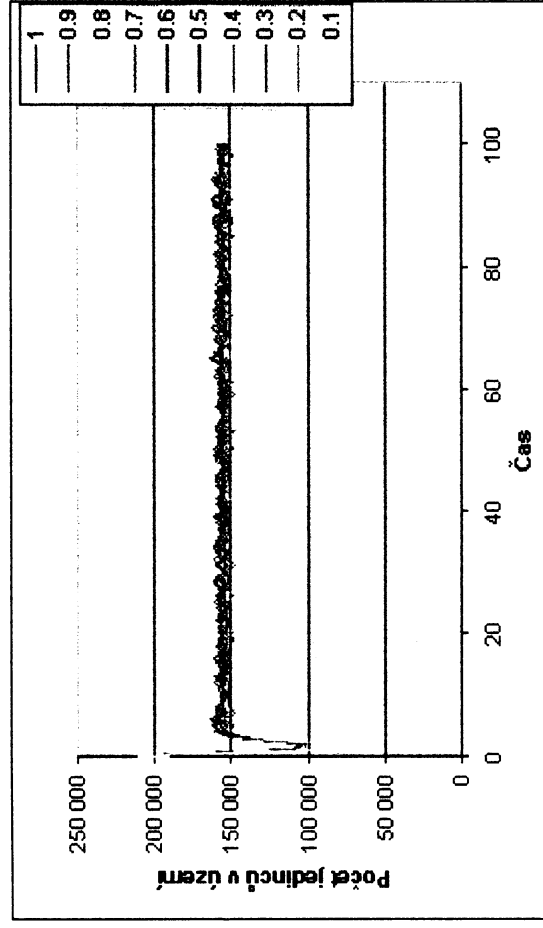
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v závislosti na frekvenci přechodových matic  $s \lambda < 1$ . Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Abil (104 stanovišť).



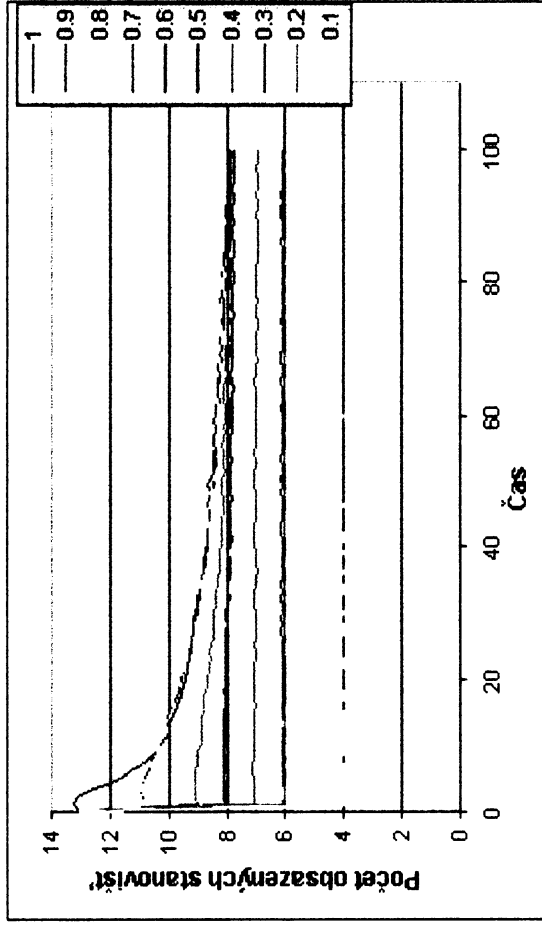
Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v závislosti na frekvenci přechodových matic  $s \lambda < 1$ . Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Beals3 (59 stanovišť).



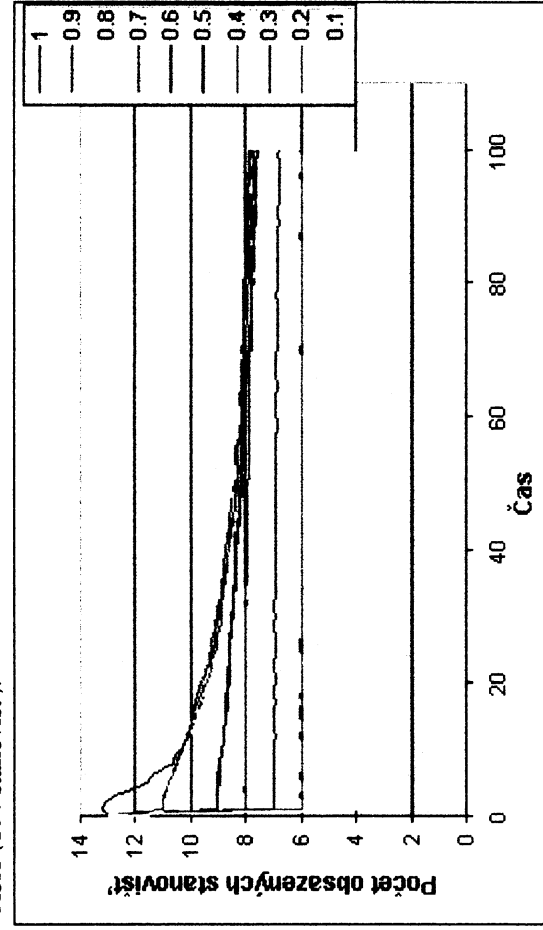
Vývoj počtu jedinců v území v závislosti na ponechané frakci vhodných stanovišť. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Abil (104 stanovišť).



Vývoj počtu jedinců v území v závislosti na ponechané frakci vhodných stanovišť. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Beals3 (59 stanovišť).



Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v závislosti na ponechané frakci vhodných stanovišť. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Abil (104 stanovišť).



Vývoj počtu obsazených stanovišť v území v závislosti na ponechané frakci vhodných stanovišť. Všechny simulace probíhaly na vhodných stanovištích metody Beals3 (59 stanovišť).

## PŘÍLOHA 6

### Proporce šířících se semen (simulace)

Vhodná stanoviště		Abi5		Beals1		Beals3	
Analýza senzitivity		Přilétávající	Zůstávající	Přilétávající	Zůstávající	Přilétávající	Zůstávající
Šíření	KA	0	1	0	1	0	1
	KC	1.1E-07	3.3E-04	4.8E-08	2.8E-04	4.8E-08	3.1E-04
	KB	0	1	0	1	0	1
	PAPPUS	3.6E-09	9.0E-01	3.7E-09	8.7E-01	4.8E-11	8.7E-01
	1.E-0.6	3.7E-09	9.0E-01	3.7E-09	8.7E-01	1.0E-10	8.7E-01
	1.E-0.5	4.3E-09	9.0E-01	4.2E-09	8.7E-01	8.7E-01	5.7E-10
	1.E-0.4	1.0E-08	9.0E-01	8.2E-09	8.7E-01	5.3E-09	8.7E-01
	1.E-0.3	6.8E-08	8.9E-01	4.9E-08	8.7E-01	5.3E-08	8.7E-01
	1.E-0.2	6.4E-07	8.9E-01	4.6E-07	8.6E-01	5.3E-07	8.6E-01
	1.E-0.1	6.4E-06	8.1E-01	4.5E-06	7.9E-01	5.3E-06	7.8E-01
Stanoviště	0.9	1.1E-08	9.1E-01	9.0E-09	8.9E-01	5.8E-09	8.9E-01
	0.8	1.2E-08	9.2E-01	1.0E-08	9.1E-01	6.5E-09	9.0E-01
	0.7	1.4E-08	9.3E-01	1.1E-08	9.2E-01	7.2E-09	9.1E-01
	0.6	1.6E-08	9.5E-01	1.3E-08	9.3E-01	8.5E-09	9.2E-01
	0.5	1.3E-08	9.5E-01	1.6E-08	9.4E-01	1.0E-08	9.4E-01
	0.4	1.6E-08	9.6E-01	1.1E-08	9.5E-01	1.2E-08	9.5E-01
	0.3	1.8E-08	9.7E-01	1.3E-08	9.6E-01	1.6E-08	9.6E-01
	0.2	2.5E-08	9.7E-01	1.7E-08	9.7E-01	2.2E-08	9.7E-01
	0.1	3.7E-08	9.8E-01	2.5E-08	9.8E-01	3.5E-08	9.8E-01

Tabulka ukazuje pro simulace schopnosti šíření a simulace, při nichž byla ponechávána různě velká proporce stanovišť, proporeci semen přilétající v průměru na 1 stanoviště, a proporeci semen, která během simulace stanoviště neopouští (=Zůstávající). Tabulka ukazuje i rozdíl v proporcích semen v závislosti na počtu vhodných stanovišť: Beals3 = 59, Beals1 = 79, Abi1 = 104.

## PŘÍLOHA 7

### Zkratky jmen druhů

Agr cap	<i>Agrostis capillaris</i>
Ach mil	<i>Achillea millefolium</i>
Ape spi	<i>Apera spica-venti</i>
Arr ela	<i>Arrhenatherum elatius</i>
Bro hor	<i>Bromus hordaceus</i>
Cer arv	<i>Cerastium arvense</i>
Cla spe	<i>Cladonia species</i>
Dia del	<i>Dianthus deltoides</i>
Ely rep	<i>Elytrigia repens</i>
Fes ovi	<i>Festuca ovina</i>
Fes rub	<i>Festuca rubra</i>
Gal mol	<i>Galium mollugo</i> agg.
Gal ver	<i>Galium verum</i>
Hel gra	<i>Helianthemum grandiflorum</i> ssp. <i>obscurum</i>
Hie pil	<i>Hieracium pilosella</i>
Hol mol	<i>Holcus mollis</i>
Hyp per	<i>Hypericum perforatum</i>
Jas mon	<i>Jasione montana</i>
Kna arv	<i>Knautia arvensis</i>
Koe pyr	<i>Koeleria pyramidata</i>
Luz cam	<i>Luzula campestris</i>
Phl phl	<i>Phleum phleoides</i>
Pim sax	<i>Pimpinella saxifraga</i>
Pla lan	<i>Plantago lanceolata</i>
Ple sch	<i>Pleurozium schreberi</i>
Poa com	<i>Poa compressa</i>
Poa pra	<i>Poa pratensis</i>
Pot arg	<i>Potentilla argentea</i>
Pot tab	<i>Potentilla tabernaemontani</i>
Rum ace	<i>Rumex acetosella</i>
Scl per	<i>Scleranthus perennis</i>
Sec var	<i>Securigera varia</i>
Sed acr	<i>Sedum acre</i>
Thy pul	<i>Thymus pulegioides</i>
Tor rur	<i>Tortura ruralis</i>
Tri arv	<i>Trifolium arvense</i>
Tri rep	<i>Trifolium repens</i>
Vic hir	<i>Vicia hirsuta</i>
Vic sat	<i>Vicia sativa</i>



## PŘÍLOHA 8

### Informace o vybraných druzích

Vybrané druhy	Strategie	C-S-R vzdálenost	Šíření	Hmotnost [mg]	Velikost [mm]	Výška <sup>††</sup> [cm]
<i>Apera spica-venti</i>	R/SR*	0.33	-	0.09 <sup>†</sup>	-	30-100
<i>Dianthus deltoides</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	0.29	-	0.19 <sup>†</sup>	-	12-30
<i>Festuca ovina ssp. ovina</i>	R/SR*	0.60	ANIM	0.5 <sup>†</sup> ; 0.35*	2.7 x 1*	20-60
<i>Helianthemum grandiflorum ssp. obscurum</i>	R/SR*	0.60	ANIM	0.7 <sup>†</sup> ; 1.38*	1.8 x 1*	10-40
<i>Hieracium pilosella</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	0.29	WINDp	0.2 <sup>†</sup>	-	5-30
<i>Holcus mollis</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	0.50	ANIM	0.32*	2 x 0.5*	30-80
<i>Koeleria pyramidata</i>	CS <sup>§</sup> ; R/SR*	-	-	-	-	30-100
<i>Luzula campestris</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	0.29	ANIMe	0.6 <sup>†</sup> ; 0.64*	1.7 x 1.1*	5-20
<i>Phleum phleoides</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	-	-	0.19 <sup>†</sup>	-	30-60
<i>Poa compressa</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	0.00	unsp.	0.2 <sup>†</sup>	-	10-50
<i>Scleranthus perennis</i>	S <sup>§</sup> ; R/SR*	-	-	-	-	3-20
<i>Securigera varia</i>	C <sup>§</sup> ; R/SR*	0.50	unsp.	3.3 <sup>†</sup>	-	30-120
<i>Jasione montana</i>	CSR <sup>§</sup> ; R/SR*	-	unsp.	0.03 <sup>†</sup>	0.8 x 0.4 <sup>‡</sup>	15-50

\* Grime et al. 2007

§ Klotz et al. 2002

‡ Parnell 1985

† Flynn et al. 2006

†† Kubát et al. 2002

ANIM = šířené zvířaty; WINDp = větrem; ANIMe = mravenci;  
unsp. = disperzule bez znaků naznačujících způsob šíření