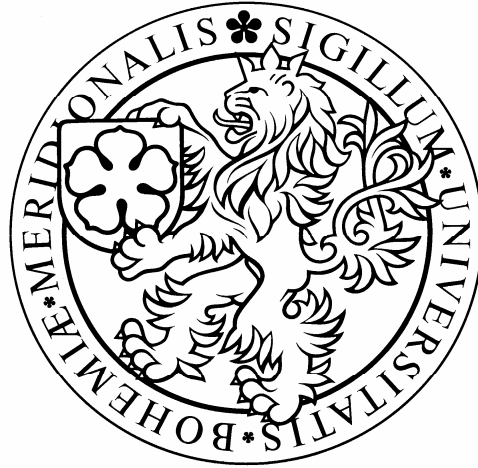


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Magisterská práce

Je druhové složení lučního společenstva omezeno
šířitelností semen druhů?

Alena Vítová

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2008

Vítová A. (2008): Je druhové složení společenstva omezeno šířitelností druhů? [Is species composition of a meadow community constrained by dispersal limitation? Mg. Thesis, in czech.] – 47 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation: Seed addition experiments were carried out to demonstrate the dispersal limitation in a meadow community. Seeds of species occurring and non-occurring in the target community were sown into control and disturbed plots. The seedling recruitment and changes of seedling numbers were observed in the course of 1 and 3 years.

Práce byla podporována grantem GACR 206/06/0098.

Prohlášení: Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

Dále prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 5.5.2008.

.....
Alena Vítová

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat mnoha lidem, bez nichž by tato práce jen stěží vznikla. Ráda bych poděkovala Šuspovi za jeho trpělivost, kterou se mnou měl, za jeho vstřícnost a ochotu, za rady a čas, který mi věnoval. A to nejen při tvorbě této práce, ale i v průběhu celého studia. Děkuji své rodině za jejich trpělivost a shovívavost. A můj velký dík patří i přátelům, kteří mi pomáhali a jakýmkoli způsobem mě podporovali.

Obsah

<u>1</u>	<u>ÚVOD</u>	1
<u>2</u>	<u>CÍLE PRÁCE</u>	6
<u>3</u>	<u>METODIKA</u>	7
3.1	POPIS LOKALITY	7
3.2	VÝSEVY DO SPOLEČENSTVA	7
	VÝSEVY 2004	7
	VÝSEVY 2006	9
3.3	TESTY KLÍČIVOSTI	11
	K VYSÉVACÍMU POKUSU 2004	11
	K VYSÉVACÍMU POKUSU 2006.....	11
3.4	VYSAZENÍ SAZENIC DO SPOLEČENSTVA	12
3.5	STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ	13
	VÝSEVY 2004	13
	VÝSEVY 2006	13
<u>4</u>	<u>VÝSLEDKY</u>	15
4.1	VÝSEVY DO SPOLEČENSTVA 2004	15
	CHOVÁNÍ SEMENÁČKŮ V ČASE.....	15
	VLIV ODSTRANĚNÍ STAŘINY A MECHŮ NA POČET SEMENÁČKŮ	16
	POROVNÁNÍ POČTU SEMENÁČKŮ DRUHŮ VE SPOLEČENSTVU PŮVODNÍCH A NEPŮVODNÍCH	20
4.2	VÝSEVY 2006	23
	PŘEŽÍVÁNÍ V ČASE.....	23
	VYSÉVANÁ VS. KONTROLNÍ PLOCHA.....	25
	VLIV NARUŠENÍ NA KLÍČENÍ A CHOVÁNÍ SEMENÁČKŮ.....	27
4.3	TEST KLÍČIVOSTI K VÝSEVŮM 2004	35
4.4	TEST KLÍČIVOSTI K VÝSEVŮM 2006	35
4.5	VYSAZOVACÍ POKUS	36
<u>5</u>	<u>DISKUZE</u>	37

5.1	TESTY KLÍČIVOSTI.....	37
5.2	VYSÉVACÍ POKUSY	38
	VÝSEVY 2004	38
	VÝSEVY 2006	41
5.3	VYSAZOVACÍ POKUS.....	42
6	<u>ZÁVĚR.....</u>	44
7	<u>LITERATURA.....</u>	45
	<u>PŘÍLOHA.....</u>	49

1 Úvod

Druhy se vyskytují tam, kam se byly schopny dostat, kde jsou schopny se uchytit a přežít (BEGON et al. 1997). Rozšíření organismů je ovlivňováno mnoha faktory. Který faktor jej ovlivňuje nejvíce záleží na zvolené velikosti prostorového měřítka. Na velkém, globálním měřítku to budou především geografické bariéry, evoluční procesy a samozřejmě klimatické podmínky. Na menším, regionálním měřítku bude druhové složení určovat hlavně to, jaké druhy se v okolí vyskytují, jejich dynamika a členitost prostoru (ZOBEL 1997). Na lokálním měřítku je pak rozhodující dostupnost semen, dostatek míst vhodných pro jejich vyklíčení a uchycení a schopnost druhu se na takové místo dostat (PRIMACK & MIAO 1992). Na všech těchto měřítkách hrají velmi důležitou roli abiotické podmínky a biotické interakce, ale rozhodující jsou především pro lokální. Podívejme se nejprve na to, co rozšiřování vlastně je, jak a proč k němu dochází.

Jedno ze základních pojetí rozšiřování rostlin jej definuje jako pohyb semen nebo vegetativních částic od mateřské rostliny (POSCHLOD et al. 2005). Podle toho, kam zaměříme svou pozornost, jej můžeme dělit podle částic, kterými k rozšiřování dochází, podle způsobu, jakým se šíří, nebo podle toho, kde k němu dochází - jestli v prostoru nebo v čase.

Proč by se vůbec organismy měly šířit? Co jim to přináší? Vzdálení se od mateřské rostliny poskytuje potomkům řadu výhod. Vyhýbají se tak vnitrodruhové konkurenci, a to nejen s mateřskou rostlinou, ale i se semenáčky téhož druhu. Zároveň tím brání zahlcení biotopu. Mohou díky němu uniknout predaci, která se objevuje v místech přemnožení jednoho druhu, nebo nepříznivým podmínkám. Schopnost šíření jim umožňuje kolonizovat nová místa, dostat se do jiných biotopů (WEBB 1998).

K šíření tedy dochází vegetativními částicemi nebo semeny. Oba tyto způsoby mají své výhody i nevýhody, proto rostliny v různé míře využívají obojí. Způsobů vegetativního rozšiřování je celá řada, ale téměř žádný není vhodný pro šíření se na dlouhé vzdálenosti (FENNER 1993). K tomu dochází především semeny (COULSON et al. 2001).

Rostliny se ve svých schopnostech šířit se semeny liší. Produkce semen je obecně kompromisem mezi jejich množstvím a velikostí (SMITH & FRETWELL 1974, ERIKSSON & JAKOBSSON 1998, ERIKSSON & JAKOBSSON 2000, LEISHMAN 2001). Některé rostliny produkují jen několik velkých semen, jiné mnoho malých. Obě tyto strategie mají své klady i zápory. Velká semena jsou omezena svými rozměry a hmotností. Pokud se nešíří např. zoochorně, většinou zůstávají v těsné blízkosti mateřské rostliny, což s sebou přináší řadu nevýhod,

zmíněných výše. Tato semena klíčí delší dobu, nicméně jejich semenáčky jsou konkurenčně velmi silné a schopné snášet stres, proto mají větší pravděpodobnost přežití (TURNBULL et al. 1999, GRIME 2001, HENERY & WESTOBY 2001). Na delší vzdálenosti se lépe šíří druhy produkující mnoho malých semen (JENKINS 2007). Tuto schopnost využívají, aby unikly konkurenci nebo nepříznivým podmínkám, které nejsou schopny snášet. Semena mohou být k šíření přizpůsobena různými morfologickými strukturami, k šíření vzduchem často stačí jen jejich malá velikost (HENDRY & GRIME 1993).

Takto se tedy mohou rostliny šířit v prostoru. Zároveň se mohou šířit i v čase, a to opět hlavně prostřednictvím semen. Většina semen, která skončí v půdě nebo na jejím povrchu, ihned nevyklíčí, ale určitou dobu v ní setrvává v klidovém stádiu, tzv. dormanci, dokud není indukováno jejich klíčení (BASKIN & BASKIN 1998). Mohou tak přežívat jednu sezónu, jeden rok, ale i několik desítek let. Vytvářejí tak semennou banku. Délka jejího přetrvávání v půdě je specifická pro každý druh.

V rozšíření druhů hraje důležitou úlohu nejen schopnost druhů dostatečně se šířit, ale i několik dalších faktorů, které jsou klíčové pro jejich přežití ve společenstvu. Od této chvíle se ve své práci budu zabývat omezeními na malém, lokálním, prostorovém měřítku. Proto zanedbám některé faktory, které jsou také důležité, ale v lokálním měřítku nejsou natolik významné.

Naneštěstí nejsou termíny popisující tyto faktory užívány jednotně ani v angličtině (a jejich překlad do češtiny může vést k dalším nejasnostem). Sjednotit anglickou terminologii se ve své studii pokusili MÜNZBERGOVÁ & HERBEN (2005). Jedním z těchto omezení je dostupnost semen (tzv. *seed limitation*), které zahrnuje omezení daná nedostatečnou produkcí semen, predací a další vlivy ovlivňující množství semen ve společenstvu. Dalším faktorem je dostatek míst vhodných k uchycení (tzv. *microsite limitation*). Pokud je rozšíření nějakého druhu omezováno schopnostmi semen se šířit, mluvíme o tzv. *dispersal limitation*, což překládám jako omezení šířitelností semen.

Výskyt určitého druhu závisí především na podmínkách dané lokality. Ve společenstvu, do kterého se druh snaží proniknout, může být jeho druhové složení omezeno především biotickými interakcemi a vlastnostmi daného místa. Takové společenstvo se nazývá nasycené (GRUBB 1977, FOSTER 2001). Pokud je druhové složení společenstva omezeno hlavně dostupností semen, mluvíme o společenstvu nenasyčeném (ERIKSSON & EHRLÉN 1992, EHRLÉN & ERIKSSON 2000, FOSTER & TILMAN 2003). V novém prostředí musí

být podmínky vhodné pro vyklíčení semen a uchycení semenáčků. Tyto podmínky se často liší od požadavků dospělých rostlin (EHRLÉN & ERIKSSON 2000).

Faktorů ovlivňujících rozšíření druhů je celá řada. Společenstvo může být omezeno dostupností semen - na dané lokalitě nemusí být dostatek semen, což může být způsobeno jejich nedostatečnou produkcí nebo jejich predací (DALLING et al. 2002, POSCHLOD & BIEWER 2005). Dalším faktorem je dostupnost míst vhodných pro klíčení a uchycení semenáčků (ERIKSSON & EHRLÉN 1992, ZOBEL et al. 2000). Šíření druhu může být do značné míry ovlivněno vlastnostmi jeho semen, především jejich schopností šířit se.

Otázkou je, do jaké míry jsou populace nebo společenstva omezeny těmito faktory a za jakých podmínek. Do značné míry je to dáno vlastnostmi prostředí a jeho historií. Pomineme-li tyto dva činitele a svou pozornost zaměříme na produkci semen, dostupnost míst a schopnosti šíření druhu, nejnovější práce se přiklánějí k názoru, že většina druhů je omezována především dostupností semen (POSCHLOD & BIEWER 2005, MÜNZBERGOVÁ 2005, EHRLÉN et al. 2006).

Existují dva typy pokusů, kterými lze omezení společenstva dostupností semen ověřit. Prvním typem jsou pokusy, kdy je společenstvo chráněno před spadem semen. Tyto pokusy jsou metodicky velmi náročné a v terénních podmínkách těžko proveditelné, proto se nepoužívají. Druhým typem jsou pokusy, kdy jsou do společenstva přidávána semena. Mohou to být semena druhů, které se v cílovém společenstvu vyskytují, potom hovoříme o tzv. augmentaci. Jsou-li do společenstva přidávána semena druhů v cílovém společenstvu nepůvodních, jde o tzv. introdukci (TURNBULL et al. 2000). Při vysévání druhů ve společenstvu původních víme, že v daném společenstvu existují vhodné regenerační niky a abiotické podmínky nepředstavují základní překážku pro jejich uchycení. Při vysévání druhů ve společenstvu nepůvodních tuto jistotu ztrácíme. Úspěšné uchycení druhu pak pokládáme za důkaz existence omezení šířitelnosti, neúspěšné uchycení za výsledek působení negativních biotických interakcí nebo fyzikálních a chemických faktorů. Při interpretaci takových výsledků bychom měli být velmi opatrní, neboť mohou být ovlivněny faktory, které z různých důvodů zanedbáváme, přestože mohou hrát podstatou roli, nebo o nichž nemáme tušení. Některé z těchto faktorů zmiňuji níže. V celém dalším textu používám termín *původní/nepůvodní* ve smyslu původní/nepůvodní ve sledovaném společenstvu.

Po vysetí semen do společenstva může následovat několik odpovědí. Pokud nedojde ke změně v počtu semenáčků vysetých druhů, společenstvo není omezeno dostupností semen, ale nedostatkem míst vhodných pro uchycení nebo predací semen živočichy. Zvýší-li se počet semenáčků, v přirozeném společenstvu nebyla obsazena všechna vhodná stanoviště a je tedy

omezeno především dostupností semen. U introdukovaných druhů to poukazuje na existenci regenerační niky ve společenstvu, kdy nepřítomnost druhu je způsobena omezenou šířitelností jeho semen (TURNBULL et al. 2000, FOSTER & TILMAN 2003). Omezení dostupností semen je obecně větší u druhů s velkými semeny, u druhů rostoucích v narušovaných místech a u druhů s relativně krátkodobou semennou bankou (CLARK et al. 2007).

Při pokusech, kdy jsou do společenstva vysévány druhy, se objevuje několik úskalí. Prvním problémem je existence mikrobiálních společenstev, která mohou netušeně ovlivňovat dané prostředí. Dále je nutné zvolit vhodný druh, jehož semena budou do společenstva přidána, a odhadnout produkci semen přirozené populace, abychom do společenstva vyseli dostatečné množství semen a nárůst v počtu uchycených jedinců byl výrazný. Stav uchycených semenáčků by měl být sledován dostatečně dlouhou dobu, neboť semena mnoha druhů mohou vyklíčit, ale nemusí se ve společenstvu úspěšně uchytit (PRIMACK & MIAO 1992, MOLES & WESTOBY 2002, FOSTER & TILMAN 2003, KLIMEŠ 2005). Takové populace mohou ve společenstvu přežít i několik let ve formě nedospělých rostlin, dokud nevyhynou. Růstová rychlost jejich populací je záporná, přežívají díky přísunu reprodukčních částic z okolí nebo díky dlouhotrvajícím životním stádiím a nedokončeným životním cyklům (ERIKSSON 2000). Proto je nutné dlouhodobé sledování uchycených jedinců. Prostřednictvím něho můžeme zjistit, jestli se jedinec ve společenstvu uchytí skutečně úspěšně, tj. je v něm schopen se rozmnožovat, a růstová rychlost jeho populace je kladná (v případě, že jsme schopni sestavit maticový model růstu populace (CASSWELL 2001), λ je větší než 1). Reprodukčního stádia navíc musí dosáhnout určitý minimální počet jedinců, aby byli schopni vytvořit životaschopnou populaci. Další problém, kterému je potřeba věnovat pozornost, je vliv herbivorie semen. A konečně velkou roli hraje i často nezohledňovaná sezónní a meziroční variabilita produkce semen (případně meziroční variabilita vhodnosti podmínek pro uchycení, nejčastěji určovaná počasím) a přítomnost semenné banky (ZOBEL & KALAMEES 2005).

V poslední době roste zájem o studium vlivů různých omezení na velikost populací a jejich distribuci v prostředí. Díky tomu roste i počet prováděných vysévacích pokusů. Přes rozličné přístupy a metodiky, se kterými jsou prováděny, lze jejich výsledky porovnávat a vyvodit z nich obecné závěry. Všechny pokusy jsou založeny na augmentaci nebo introdukci semen druhů a sledování jejich uchycování. Ze shrnující studie, kterou provedli TURNBULL et al. (2000) vyplývá, že přibližně 50 % augmentačních pokusů ukazuje na omezení společenstev dostupností semen. V pokusech, při nichž je do společenstva introdukován nový

druh, sice semenáčky těchto druhů můžeme najít ve více než polovině případů, ale pouze v přibližně 23 % můžeme uchycení považovat za úspěšné (dosažení reprodukčního stádia). Přitom řada studií považuje za úspěšné uchycení přítomnost jednoho dospělého jedince.

Nutné je dodat, že většina těchto studií je prováděna 1 - 2 roky. Pokud jsou po tuto dobu ve společenstvu přítomny vyšetě druhy, je to považováno za důkaz omezení druhového složení společenstva šířitelností druhů. Přitom jsou-li pokusy sledovány delší dobu, dochází k neustálému ubývání semenáčků vyšetých druhů, až k jejich vymření, jen v málo případech tyto druhy překonají fázi semenáčku a ustaví životaschopnou populaci (PRIMACK & MIAO 1992, KLIMEŠ 2005). To poukazuje na fakt, že výše popsany důkaz omezení šířitelností druhů není zcela jednoznačný.

V několika studiích bylo zaznamenáváno nejen přežívání semenáčků, ale i jejich odpověď na různá narušení (LEPŠ 1999). Ve většině případů byl při vysévacích pokusech zaznamenán větší počet uchycených semenáčků v narušených plochách. Je-li společenstvo nějakým způsobem narušeno (např. odstranění vrstvy mechů, stařiny, dominanty, kosení), v místech těchto narušení je více světla, prostoru i živin a menší konkurence (MORGAN 1997), proto je pro semenáčky snazší se v nich uchytit (GRUBB 1977, KŘENOVÁ & LEPŠ 1996, FOSTER & GROSS 1997). Některé druhy se lépe uchycují v uzavřené vegetaci, která jim zajišťuje ochranu před nepříznivými vlivy (MORGAN 1997, KOTOROVÁ & LEPŠ 1999).

2 Cíle práce

- Sledovat dynamiku klíčení a přežívání semenáčků vysévaných i nevysévaných druhů ve společenstvu.
- Porovnáním jejich počtů semenáčků zjistit, je-li společenstvo omezeno spíše dostupností semen nebo dostupností míst vhodných pro jejich vyklíčení.
- Na základě tohoto zjištění ověřit omezení společenstva šířitelností semen.
- Porovnat klíčení a přežívání semenáčků v různě narušených plochách.
- Posoudit věrohodnost důkazu „omezení šířitelností“ pomocí vysévacích pokusů.

3 Metodika

3.1 Popis lokality

Pokus probíhá na lokalitě nazvané podle nedaleké přírodní rezervace Ohrazení. Leží přibližně 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic a asi 1,5 km severozápadně od vesnice Ohrazení (48° 57' s. š., 14° 36' v. d., 510 m n. m.). Jedná se o podmáčenou oligotrofní druhově bohatou louku. Průměrné roční teploty se pohybují v rozmezí 7 - 8 °C, průměrné roční srážky okolo 700 mm. (HYDROMETEOROLOGICKÝ ÚSTAV ČB). Půda vznikla na rulovém podkladu a je živinami chudá (celkový N 6 - 8 g/kg suché půdy, celkový P 400 - 500 mg/kg suché půdy, poměr C/N = 16 - 20; KOTOROVÁ & LEPŠ 1999).

Fytocenologicky lze luční společenstvo klasifikovat jako as. *Molinietum caeruleae* sv. *Molinion*. V sušších částech se objevují druhy naznačující přechod společenstva ke svazu *Violion caninae*. Dominují zde trávy *Molinia caerulea*¹ a *Nardus stricta*, další běžné trávy jsou *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Festuca rubra*, *Festuca ovina*, *Agrostis canina* a *Holcus lanatus*. Hojně jsou i ostřice (*Carex panicea*, *C. nigra*, *C. hartmanii*, *C. pallescens*, *C. umbrosa*, *C. pilulifera*). Dále se zde vyskytují luční druhy jako *Betonica officinalis*, *Angelica sylvestris*, *Succisa pratensis*, *Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla erecta*, *Scorzonera humilis*. Mezi vzácné druhy patří *Pedicularis sylvatica* a ohrožená *Dactylorhiza majalis*.

Louka je ze tří stran obklopena lesem. Z jedné strany sousedí s polem, ze kterého jsou splachovány živiny. Ty vytvářejí gradient fosforu napříč loukou, s maximem u okraje pole, a do určité míry ovlivňují složení vegetace. Spodní část louky není kosena a postupně ustupuje pod nálety. Horní část louky je v současné době pravidelně jednou až dvakrát ročně kosena (v červnu a v listopadu). Kosení bylo v 80. letech 19. století přerušeno, od roku 1994 znovu pokračuje. Mé pokusné plochy byly v kosené, splachem živin neovlivněné části lokality.

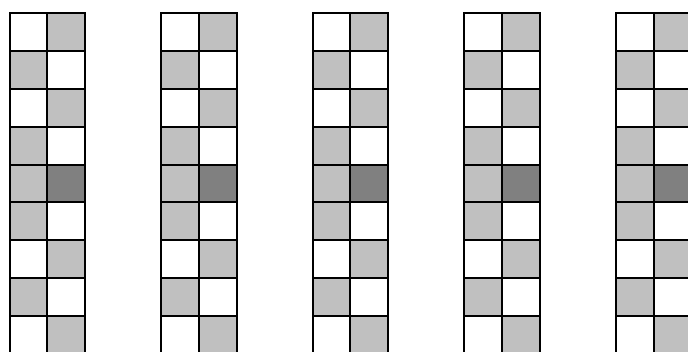
3.2 Výsevy do společenstva

Výsevy 2004

V roce 2004 byly pořízeny fytocenologické snímky o velikosti 5 x 5 m na lokalitě Ohrazení, kde pokus probíhal, a na dvou podobných lokalitách v jejím blízkém okolí.

¹ Nomenklatura sjednocena podle Kubáta et al. (2002).

Na základě porovnání vlastních fytoocenologických snímků, porovnání ekologických charakteristik určitých vytipovaných druhů z databází a vlastních pozorování byly vybrány druhy, které se na lokalitě vyskytují, a druhy, které na daných lokalitách nebyly zaznamenány, ale tamější podmínky odpovídají jejich ekologickým požadavkům. Z druhů na lokalitě původních byly vybrány *Angelica sylvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Lysimachia vulgaris*, *Plantago lanceolata*, z druhů na lokalitě se nevyskytujících *Campanula patula*, *Lotus corniculatus*, *Solidago virgaurea* a *Viola canina*. Všechny tyto druhy se vyskytovaly na obdobných stanovištích v blízkém okolí (všechny do 1 km od pokusné lokality). Ve stejném roce byla semena vybraných druhů sbírána na snímkových lokalitách nebo v jejich okolí (*Angelica sylvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Campanula patula*) anebo byla zakoupena (*Lysimachia vulgaris*, *Solidago virgaurea*, *Viola canina*). Na podzim byly vytyčeny plochy o velikosti 0,5 x 0,5 m v pěti blocích (Obr. 1). V každém bloku bylo celkem 18 ploch, devět ploch bylo narušeno vyhrabáním kovovými hráběmi (tím byla do značné míry odstraněna stařina a mechy), devět ploch bylo ponecháno bez narušení. Do každé plochy bylo dne 23. 11. 2004 vyseto 200 semen jednoho druhu, do každého bloku v jiném pořadí. V každém bloku byla kontrolní plocha, bez narušení i s narušením, do které nebyl vyséván žádný druh. Tato plocha slouží pro kontrolu klíčení z přirozeného deště semen nebo z banky semen. Mezi bloky byl metrový pás, který umožnil přístup k pokusným plochám. Plochy téhož bloku jsou často vzdáleny více než plochy z různých bloků. Z tohoto důvodu považují bloky pouze za nástroj, který má zabránit nahloučení ploch se stejným zásahem, ale není nutné je dále používat jako jednotky při statistickém hodnocení. Od 9. 5. 2005 do 2. 11. 2007 byly ve vnitřním čtverci 0,3 x 0,3 m každé plochy zaznamenávány počty semenáčků vysetého druhu. Plochy byly vždy na počátku měsíce srpna pokoseny.



Obr. 1. Uspořádání pokusu. Pokus byl uspořádán do 5 bloků. V každém bloku bylo vytyčeno 18 ploch 0,5 x 0,5 m. Devět ploch bylo narušeno (vyšrafované plochy), devět ploch bylo ponecháno bez narušení (bílé plochy). V každém bloku byly kontrolní plochy bez narušení a s narušením, do kterých nebyl vyséván žádný druh (šedé plochy).

Z pokusu byly vyloučeny dva druhy - *Viola canina*, jejíž semena neklíčila, a *Angelica sylvestris* z důvodu chybného nasbírání semen.

Výsevy 2006

Bylo vybráno 40 druhů (přehled viz Příloha 1), z nichž 4 jsou v daném společenstvu přítomné, a 36 druhů, které v něm přítomných není. Semena vybraných druhů byla v létě 2006 sbírána, a to na dané lokalitě (původní druhy) a po celé republice (nepůvodní druhy). Na podzim téhož roku bylo do části vnitřního čtverce (0,5 x 0,5 m) trvalých ploch vyseto 50 semen od každého druhu.

Pro tento pokus byly užity plochy dlouhodobého pokusu na lokalitě Ohrazení (LEPŠ 1999). Celkem 24 ploch 2 x 2 m představuje tři replikace faktoriálně uspořádaných zásahů (kosení [jednou ročně začátkem června], hnojení [65 g komerčního NPK hnojiva na m²], odstranění dominantního druhu *Molinia caerulea*). Pokus byl založen v roce 1994 a složení společenstev se za 14 let od začátku pokusu stabilizovalo. V těchto plochách byl vyznačen vnitřní čtverec o velikosti 0,5 x 0,5 m, který byl dále rozdělen na 3 části. Do jedné části (0,2 x 0,5 m) byly vysety vybrané druhy, druhá část o stejné velikosti byla ponechána jako kontrolní. Mezi nimi zůstal přechodný pás (0,1 x 0,5 m).

Nepůvodní druhy byly vybrány podle řady kritérií. V kombinaci s dalšími daty z komplexního projektu studia šířitelnosti semen (GAČR 206/06/0098) budou výsledky sloužit pro testy řady dalších hypotéz přesahující rámec této práce. Cílem bylo získat soubor

druhů lišících se svými bionomickými vlastnostmi, ekologickými nároky, i geografickým rozšířením.

Od 7. 5. do 3. 11. 2007 byly sledovány počty všech semenáčků v celém vnitřním čtverci.

3.3 Testy klíčivosti

K vysévacímu pokusu 2004

Dne 15. 4. 2005 jsem na pokusném pozemku BF JU v Českých Budějovicích založila květináčový pokus, jehož cílem bylo zjistit klíčivost semen druhů vysévaných do společenstva. Květináče o rozměrech 15 x 15 x 15 cm jsem naplnila směsí zahradnického substrátu a písku namíchané v poměru 3:2. Do každého květináče jsem vysela 100 semen jednoho druhu, s výjimkou druhu *Lotus corniculatus*, který byl vyséván po 50 semenech (pro každý druh 3 opakování). Pokus byl založen na jaře, ale semena byla před vysetím vystavena teplotním výkyvům zimního období (byla skladována venku). Prošla tedy stejnými podmínkami jako semena vysévaná na podzim do lučního společenstva. Od založení pokusu až do pozdního podzimu byly zaznamenávány počty semenáčků, které byly ihned po vyklíčení odstraněny, aby byla vyloučena jakákoli kompetice o prostor, světlo, živiny, která by mohla snižovat šance ostatních semen vyklíčit.

K vysévacímu pokusu 2006

Test klíčivosti jsem provedla v jednoduchém růstovém zařízení (tzv. klimabox). Na jaře 2007 jsem umístila 100 semen každého druhu na zvlhčený filtrační papír do Petriho misek a sledovala jejich klíčení. Semena jsem přes zimu skladovala venku, aby prošla podobnými podmínkami jako semena vysetá na podzim do lučního společenstva.

3.4 Vysazení sazenic do společenstva

Na jaře 2005 jsem nechala v tzv. klimaboxu naklíčit semena vysévaných druhů v Petriho miskách na zvlhčeném filtračním papíře. Naklíčená semena jsem přesadila do rašelinných koláčků, tzv. *jiffy pots*. Po dosažení určité velikosti (průměrná výška kolem 10 cm) byly sazenice v rašelinných koláčcích přesazeny v náhodném pořadí vždy 15 cm od sebe do lučního společenstva. Počty vysazených sazenic se lišily z důvodů rozdílné klíčivosti jednotlivých druhů a omezeného počtu semen. Celkem bylo vysazeno 109 sazenic (*Plantago lanceolata* - 28 jedinců, *Lathyrus pratensis* - 10, *Lysimachia vulgaris* - 12, *Campanula patula* - 26, *Lotus corniculatus* - 7, *Solidago virgaurea* - 26). Od 10. 6. 2005 do 21. 9. 2007 byl sledován jejich stav. Každý rok na počátku měsíce srpna byla plocha pokosena.

3.5 Statistické zpracování

Výsevy 2004

Veškeré statistiky byly spočítány v programu Statistica 5.5. Testy byly počítány na 5% hladině významnosti. Data obsahující počty semenáčků jsem logaritmičtě transformovala podle vzorce $Y' = \log(Y+1)$, abych zlepšila normalitu a homogenitu variance. Grafy byly zhotoveny v programu Statistica 8 (STATSOFT 2007). Chybové úsečky ve všech grafech ukazují 95% konfidenční interval.

Pro vyhodnocení změn počtu semenáčků v čase a vlivu narušení (odstranění stařiny a mechů) na jejich počet jsem použila analýzu variance (ANOVA - model pro opakovaná pozorování, tzv. *repeated measurements*) se dvěma vysvětlujícími faktory s pevným efektem (druh a narušení); tento model jsem poté rozšířila tím, že jsem přidala faktor původní/nepůvodní. Použila jsem hierarchickou analýzu variance a faktor druh byl vnořen do faktoru původní/nepůvodní. Tento model jsem použila ve dvou variantách, s druhem jako faktorem s pevným, a poté jako faktorem s náhodným efektem. V prvním případě se ptám na efekt původu v rámci šesti zkoumaných druhů, v druhém případě považuji šest vybraných druhů za (náhodně vybrané) reprezentanty skupiny původních a nepůvodních druhů. Toto rozhodnutí má vliv především na průkaznost efektu „původ“, ale také na průkaznost efektu narušení. Pokud je původ faktor s pevným efektem, potom průkaznost narušení odpovídá vlivu narušení na mých šest druhů. Pokud je druh faktor s náhodným efektem, pak průkaznost narušení odpovídá potenciálnímu vlivu narušení na všechny druhy, jichž jsou moje druhy reprezentanty.

Počty semenáčků sledovaných druhů v kontrolních plochách byly nulové, proto s nimi nebylo počítáno.

Výsevy 2006

Analýzu dat a zhotovení grafů jsem provedla v programu Statistica 8 a Canoco for Windows 4.0 (TER BRAAK & ŠMILAUER 2002).

Analýzy ve Statistice byly provedeny na 5% hladině významnosti. Počty semenáčků jsem logaritmičtě transformovala podle vzorce $Y' = \log(Y+1)$. Chybové úsečky v grafech ukazují 95% konfidenční interval. Pro vyhodnocení změn počtu semenáčků v čase a jejich odpověď na různé kombinace narušení jsem použila složitější modely analýzy variance (výpočet proveden v modulu General Linear Models). Počty semenáčků jednotlivých druhů

jsem pro tuto analýzu sečetla do třech skupin – druhy původní nevysévané, původní vysévané a nepůvodní, a tyto tři skupiny jsem porovnávala vůči sobě navzájem i vzhledem k narušení. (Test hlavního efektu „původ“, tj. rozlišení tří výše uvedených skupin druhů, nemá prakticky žádný biologický smysl – v každé skupině byl jiný celkový počet vysetých semen. Do modelu však musí být zahrnut - jeho interakce s dalšími faktory jsou totiž ekologicky zajímavé - vzhledem k logaritmické transformaci je můžeme interpretovat jako citlivosti jednotlivých skupin.) Kromě analýz, ve kterých se zabývám porovnáváním ploch, do kterých byly a nebyly druhy vysévány, počítám pouze s plochou, do které byla semena přidána (nezapočítávám tak semenáče v kontrolní ploše, což ovlivňuje především skupinu druhů původních nevysévaných). Faktor plocha jsem považovala za faktor s náhodným efektem a byl vnořen do (interakce) faktorů koseno, hnojeno, odstranění dominanty.

Pro analýzu v programu Canoco for Windows 4.0 jsem použila metody PCA a RDA. Pracovala jsem jak s jednotlivými druhy (příp. rody), tak se skupinami jako ve Statistice, ale objevuje se zde další skupina – druhy původní vyseté/nevseté. Do této skupiny jsem zahrнула rody, které nejsem schopna ve fázi semenáčků rozlišit do druhů. Spadají sem druhy téhož rodu, které se ve společenstvu vyskytují a zároveň tam byly vysety (r. *Carex*, *Cirsium*, *Galium*, *Trifolium* a trávy). Ve jednorozměrných analýzách jsem tuto skupinu vyloučila. V RDA analýze jsem zadala vliv vysetí nebo zásahů jako charakteristiku prostředí, zbylé charakteristiky jako kovariáty. Vzhledem k uspořádání pokusu jsem použila Monte Carlo permutační test, kde byly permutace omezeny (tzv. *split-plot* uspořádání). Grafy byly zhotoveny v programu CanoDraw 3.1.

4 Výsledky

4.1 Výsevy do společenstva 2004

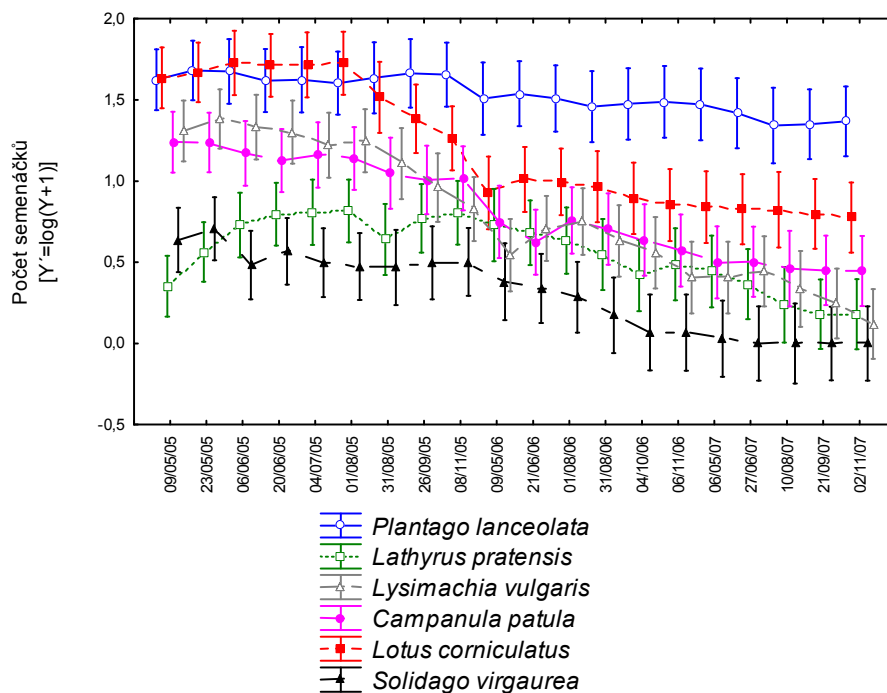
Chování semenáčků v čase

Semena všech vyšetých druhů, která klíčila v kontrolním květináčovém pokusu, byla schopna ve společenstvu vyklíčit a na nějaký čas se v něm uchytit. Nejvíce klíčila semena druhů *Plantago lanceolata* a *Lotus corniculatus*, nejméně semena druhů *Solidago virgaurea* a *Lathyrus pratensis*. Kromě semen druhu *Lathyrus pratensis* klíčila semena ostatních druhů velmi rychle.

Počet semenáčků všech druhů se průkazně mění v čase ($F = 4,777$, $p < 0,000001$) (Obr. 2, Tab. 1). Většina semen vyklíčila na jaře prvního roku, v průběhu léta a následujících let již nedošlo k žádnému náhlému nárůstu jejich počtů. K nejvýraznějšímu snížení počtu semenáčků všech druhů došlo po první zimě. Další výrazné snížení počtu semenáčků u většiny druhů se objevilo po pokosení v prvním roce sledování, pouze u druhů *Plantago lanceolata* a *Solidago virgaurea* je vidět jejich proporciální nárůst. V dalších letech již pokosení ploch ani přečkání zimního období nemělo na počet semenáčků výrazný vliv, ve druhém a třetím roce sledování počty semenáčků většiny druhů klesaly pozvolně.

Po tříletém pozorování ve společenstvu přežívají kromě druhu *Solidago virgaurea* všechny vyšeté druhy. Druh *Lotus corniculatus* se ve společenstvu úspěšně uchytí, v roce 2007 jsem zaznamenala 2 jedince v reprodukčním stádiu.

Ve všech grafech jsou druhy původní označeny prázdnými symboly a druhy nepůvodní plnými symboly.

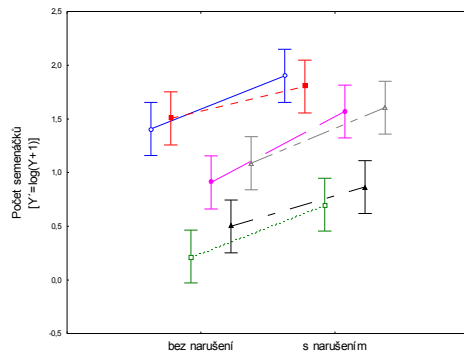


Obr. 2. Změny počtu semenáčků jednotlivých druhů v čase. Data jsou průměrována přes plochy bez narušení a s narušením.

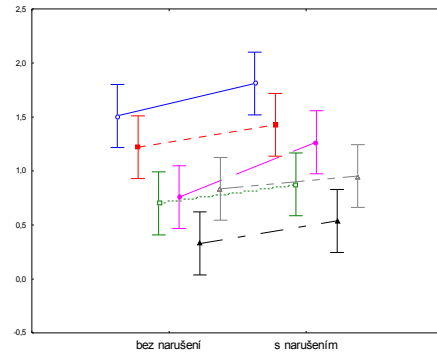
Vliv odstranění stařiny a mechů na počet semenáčků

Narušení ploch má na přežívání semenáčků statisticky průkazný vliv, a to při jeho zprůměrování přes všechny tři roky pozorování ($F = 12,569$, $p = 0,0009$) i při jeho interakci s časem ($F = 6,396$, $p < 0,000001$). Počty semenáčků všech druhů byly vyšší v narušených plochách (Obr. 3, Obr. 4). V roce 2005 byly rozdíly v počtu uchycených semenáčků mezi plochami s a bez narušení nejvýraznější, ale již v průběhu tohoto roku a v následujících dvou letech se tento rozdíl snižoval (Obr. 5). Po třech letech pozorování přežívalo v plochách bez narušení 161 jedinců, v narušených plochách 244 jedinců.

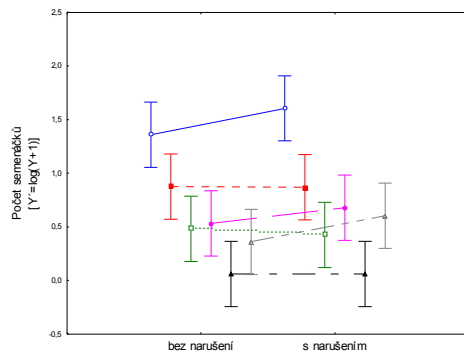
Odstranění stařiny a mechů má výrazný vliv i na klíčení semen. V plochách bez narušení semena klíčila méně a pomaleji, a jejich počet se během pozorování příliš neměnil, pouze po pokosení. Naopak v plochách s narušením semena klíčila více a rychleji - v době prvního zaznamenávání jejich počtu již většina semen vyklíčila, od té doby docházelo k jejich vymírání.



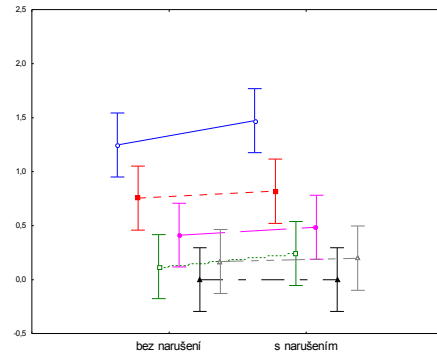
a) 9. 5. 2005



b) 8. 11. 2005



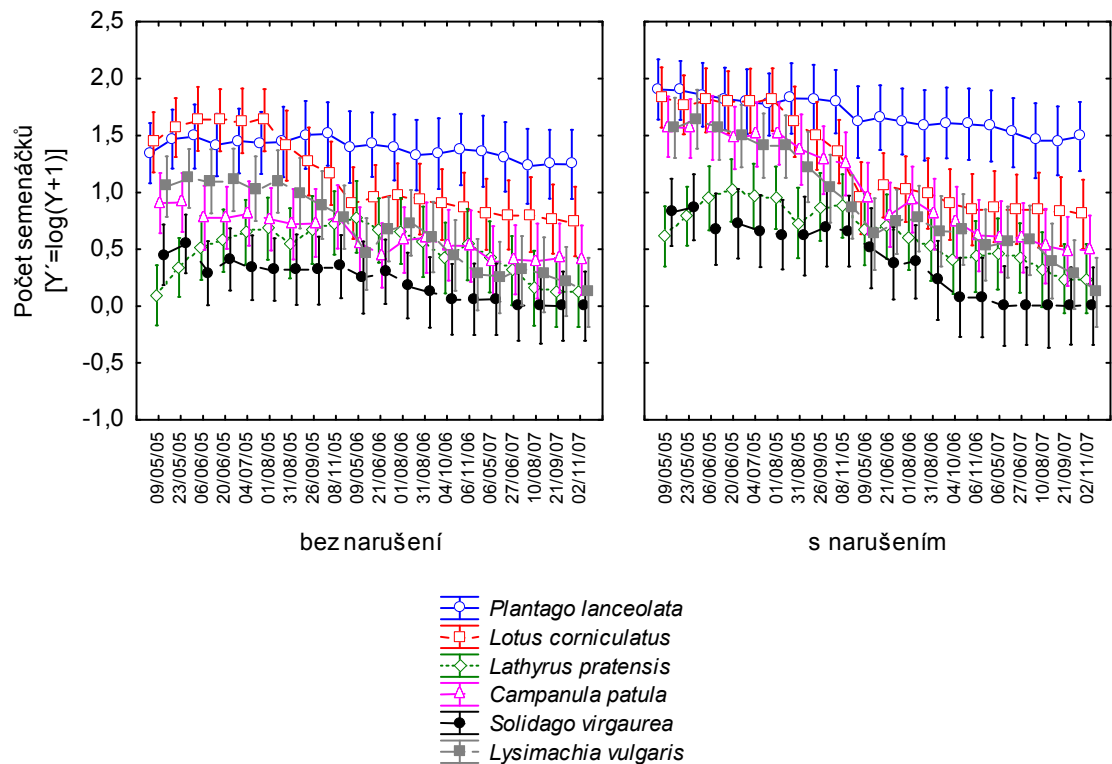
c) 6. 11. 2006



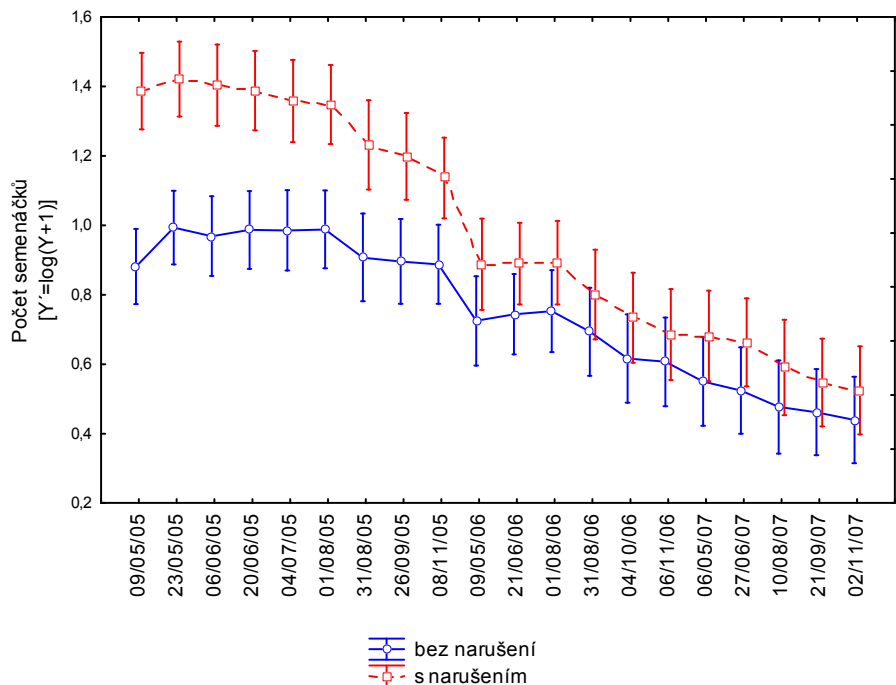
d) 2. 11. 2007



Obr. 3. Rozdíly v počtech semenáčků v plochách bez narušení a s narušením (a) na počátku pozorování, na konci vegetačního období v roce (b) 2005, (c) 2006, (d) 2007.



Obr. 4. Změny počtu semenáčků jednotlivých druhů v čase v plochách bez narušení a s narušením.



Obr. 5. Rozdíly v počtech semenáčků v plochách bez narušení a s narušením v čase. Hodnoty jsou průměrovány přes počty semenáčků všech druhů.

Tab. 1. Výsledky analýzy ANOVA pro opakovaná pozorování, s vysvětlujícími faktory narušení a druh a faktorem čas (jednotlivá pozorování), který je tzv. *repeated measurement* (neboli *within subject*) faktorem. Všechny faktory jsou faktory s pevnými efekty. Statistické charakteristiky jsou nazývány anglickými termíny.

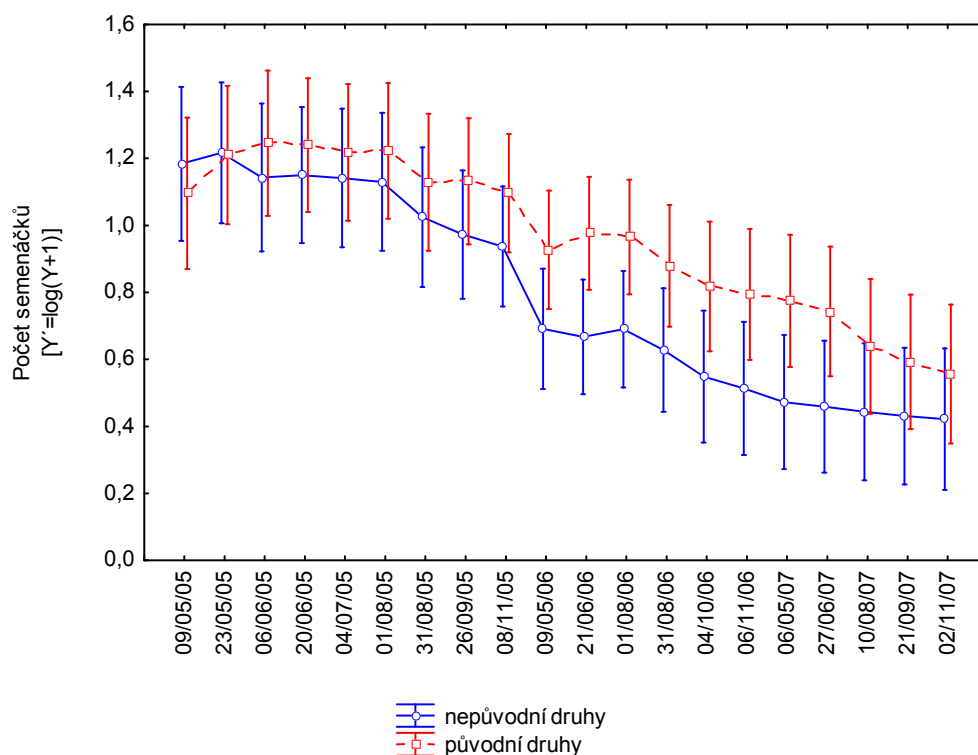
vliv	df effect	MS effect	Df error	MS error	F	p-level
narušení	1	16,1228	47	1,2827	12,5695	0,000900
druh	5	37,4997	47	1,2827	29,2352	0,000000
čas	19	4,0422	893	0,0462	87,5632	0,000000
narušení x druh	5	0,5622	47	1,2827	0,4383	0,819514
narušení x čas	19	0,2953	893	0,0462	6,3963	0,000000
druh x čas	95	0,2205	893	0,0462	4,7769	0,000000
narušení x druh x čas	95	0,0251	893	0,0462	0,5442	0,999860

Porovnání počtu semenáčků druhů ve společenstvu původních a nepůvodních

Původ druhu má statisticky průkazný vliv na počet semenáčků, ale jen v případě, kdy se ptám na vliv původu v rámci šesti vybraných druhů ($F = 7,642$, $p = 0,008$). Pokud vybrané druhy považuji za reprezentanty skupiny původních a nepůvodních druhů (tj. druh je faktor s náhodným efektem), vliv původu není průkazný ($F = 0,218$, $p = 0,665$) (Tab. 2, Tab. 3).

Semena druhů na lokalitě nepůvodních byla schopna na lokalitě vyklíčit, a to dokonce lépe a rychleji než semena druhů původních, ale jejich semenáčky hůře přeživaly (Obr. 6). Pokud jsem považovala druh za faktor s pevným efektem, potom byla interakce původu a času statisticky průkazná ($F = 3,739$, $p < 0,000001$) a druhy nepůvodní ve společenstvu přeživaly hůře. Celkově ve společenstvu přežívá 298 jedinců druhů, které jsou na lokalitě původní a 107 jedinců z druhů nepůvodních.

V obou plochách, bez narušení i s narušením, klíčila semena nepůvodních druhů lépe, ale jejich semenáčky začaly dříve vymírat (Obr. 7).



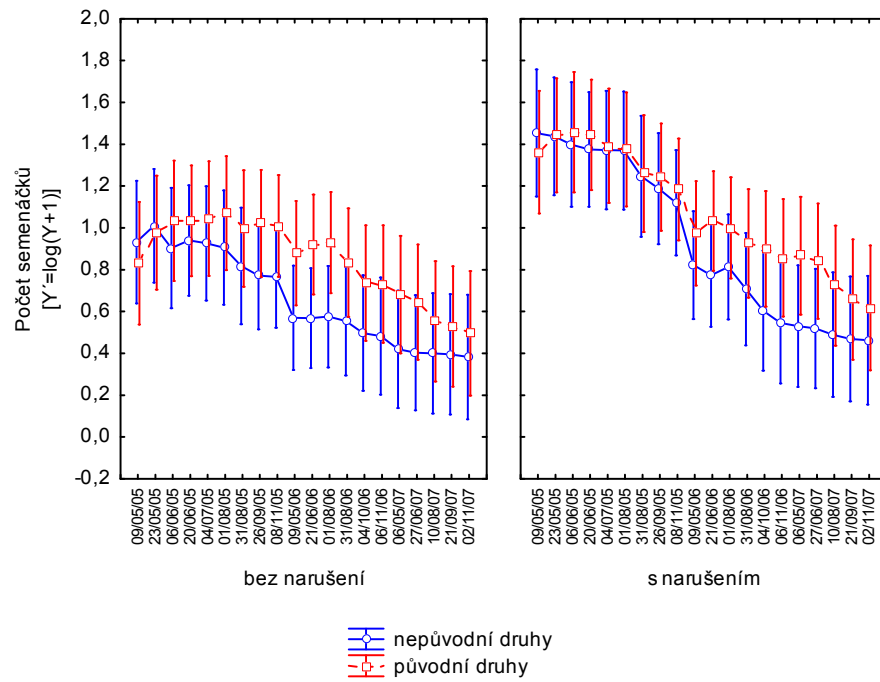
Obr. 6. Změny počtu semenáčků druhů na lokalitě původních a nepůvodních v čase. Hodnoty jsou průměrovány přes plochy bez narušení a s narušením.

Tab. 2. Výsledky hierarchické analýzy ANOVA pro opakovaná pozorování, s vysvětlujícími faktory narušení, druh, původ a faktorem čas (jednotlivé sledování), který je tzv. *repeated measurement* (neboli *within subject*) faktorem. Faktor druh je vnořen do faktoru původ. Všechny faktory jsou faktory s pevnými efekty.

	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p-level
narušení	1	16,1228	47	1,2827	12,5695	0,000900
druh	4	44,8831	47	1,2827	34,9913	0,000000
původ	1	9,8028	47	1,2827	7,6424	0,008119
čas	19	4,0422	893	0,0462	87,5632	0,000000
narušení x druh	4	0,7009	47	1,2827	0,5464	0,702485
narušení x původ	1	0,0045	47	1,2827	0,0035	0,952793
narušení x čas	19	0,2953	893	0,0462	6,3963	0,000000
druh x čas	76	0,2305	893	0,0462	4,9938	0,000000
původ x čas	19	0,1726	893	0,0462	3,7390	0,000000
narušení x druh x čas	76	0,0220	893	0,0462	0,4765	0,999954
narušení x původ x čas	19	0,0380	893	0,0462	0,8232	0,680284

Tab. 3. Výsledky hierarchické analýzy ANOVA pro opakovaná pozorování, s vysvětlujícími faktory narušení, druh, původ a faktorem čas (jednotlivé sledování), který je tzv. *repeated measurement* (neboli *within subject*) faktorem. Faktor druh je vnořen do faktoru původ, a je s ním počítáno jako s faktorem s náhodným efektem.

	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p-level
narušení	1	16,1228	4	0,7009	23,0040	0,008672
druh	4	44,8831	47	1,2827	34,9913	0,000000
původ	1	9,8028	4	44,8831	0,2184	0,664579
čas	19	4,0422	76	0,2305	17,5343	0,000000
narušení x druh	4	0,7009	47	1,2827	0,5464	0,702485
narušení x původ	1	0,0045	4	0,7009	0,0065	0,939695
narušení x čas	19	0,2953	76	0,0220	13,4236	0,000000
druh x čas	76	0,2305	893	0,0462	4,9938	0,000000
původ x čas	19	0,1726	76	0,2305	0,7487	0,757000
narušení x druh x čas	76	0,0220	893	0,0462	0,4765	0,999954
narušení x původ x čas	19	0,0380	76	0,0220	1,7277	0,049527

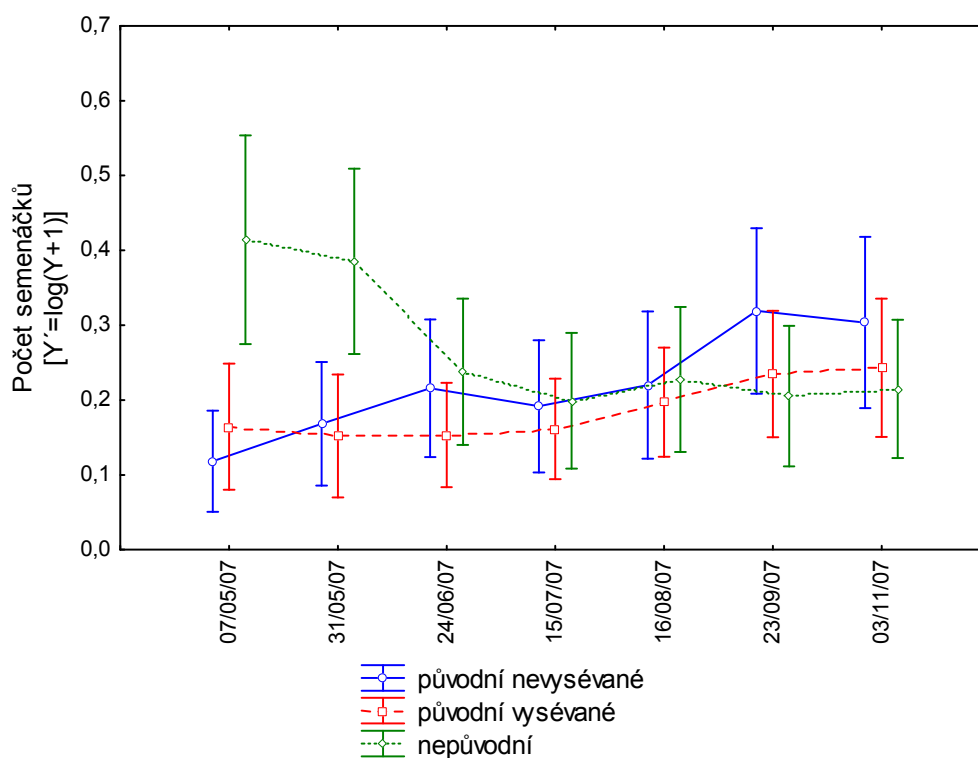


Obr. 7. Změny počtu semenáčků druhů na lokalitě původních a nepůvodních v plochách bez narušení a s narušením.

4.2 Výsevy 2006

Přežívání v čase

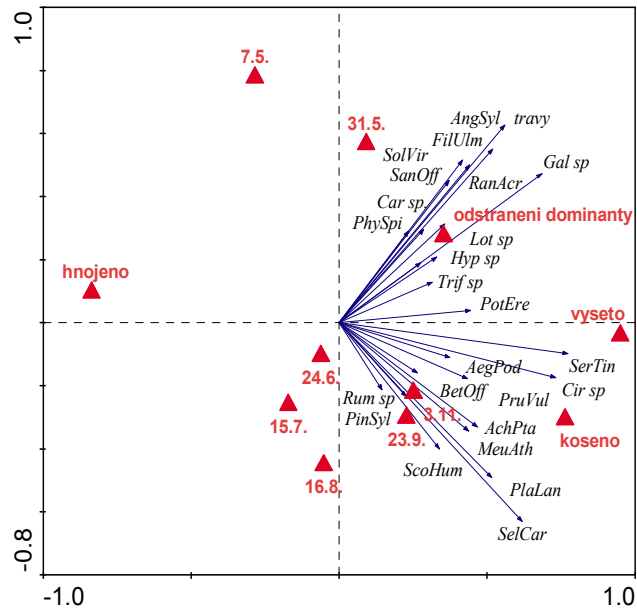
Vliv času na chování semenáčků vychází neprůkazně ($F = 1,2398$, $p = 0,283360$). Ze 40 vysévaných druhů celkem čtyři druhy nevyklíčily vůbec (*Arnica montana*, *Linum catharticum*, *Silauum silaus*, *Viola canina*). Podíváme-li se na klíčení a přežívání druhů rozdělených do třech skupin – původní nevysévané, původní vysévané, nepůvodní – můžeme mezi nimi vidět dva odlišné trendy chování. Druhy původní (vysévané i nevysévané) klíčily méně a pomaleji než druhy nepůvodní, jejich počet se v průběhu sledování pomalu zvyšoval (Obr. 8). Oproti tomu druhy nepůvodní vyklíčily téměř najednou, poté jejich počet rychle klesal a od července již zůstával víceméně stejný. Interakce původu a času je vysoce průkazná ($F = 3,9024$, $p = 0,000007$).



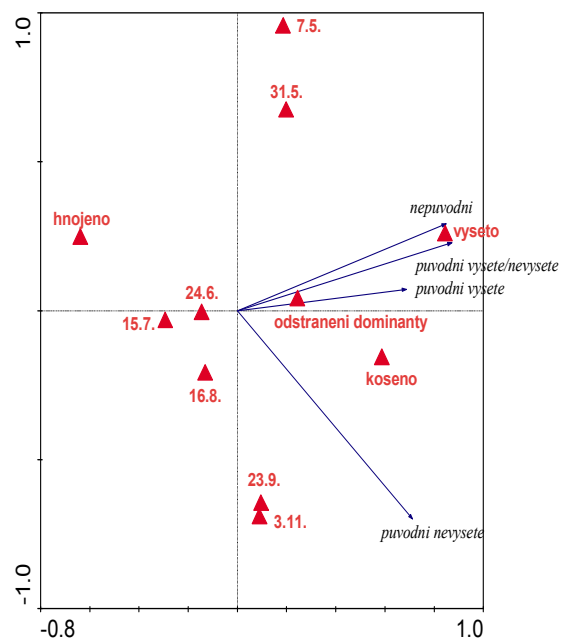
Obr. 8. Chování semenáčků druhů původních nevysévaných, původních vysévaných a nepůvodních. Data jsou sumy pro všechny druhy v dané skupině a průměrované přes plochy se všemi kombinacemi narušení.

V klíčení semen lze sledovat určitou dynamiku - některé druhy klíčily převážně na jaře a později v době sledování téměř vůbec, jiné klíčily spíše v druhé polovině léta (Obr. 9). Druhy klíčící dříve se projeví v plochách s odstraněnou dominantou, jsou to především

druhy, které byly do společenstva vysety (Obr. 10). Naopak druhy klíčící později se objevily hlavně v plochách kosených a jedná se převážně o druhy původní nevysévané. Z nich nejvíce klíčila semena druhů *Selinum carvifolium*, *Plantago lanceolata*, *Scorzonera humilis* a *Achillea ptarmica*.



Obr. 9. Ordinační graf analýzy PCA znázorňující vztahy mezi jednotlivými druhy, vysetím, časem klíčení a narušeními.

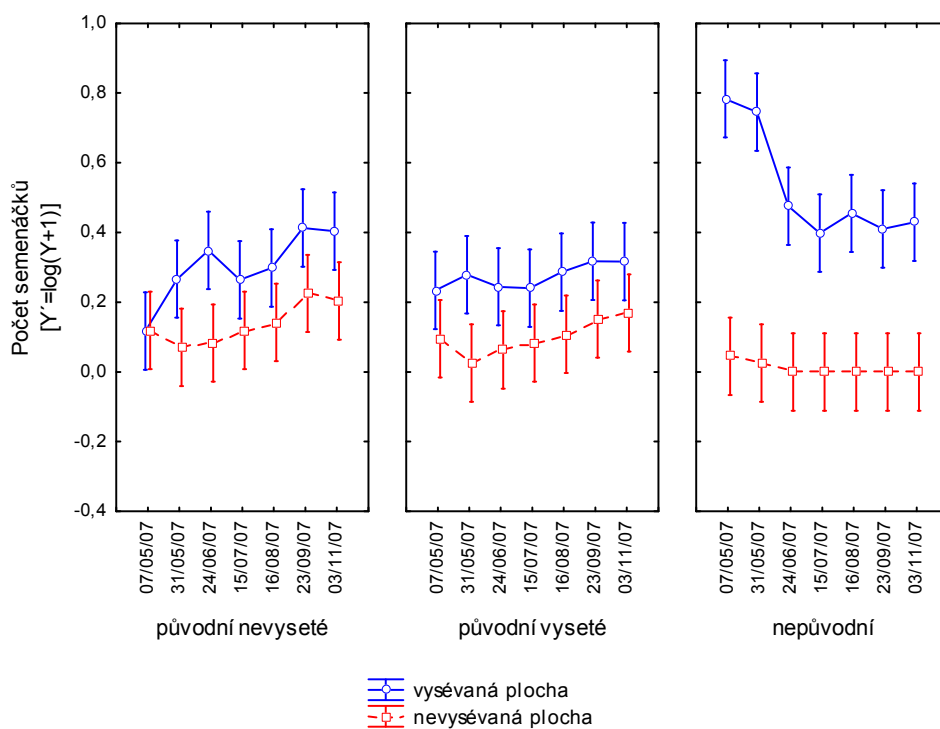


Obr. 10. Ordinační graf analýzy PCA znázorňující vztahy mezi jednotlivými skupinami druhů, vysetím, časem klíčení a narušeními.

Vysévaná vs. kontrolní plocha

Do kontrolní plochy nebyla přidána žádná semena, proto v ní byly počty semenáčků nepůvodních druhů téměř nulové (Obr. 11). Původní vysévané druhy měly semenáčky i v kontrolní ploše, ale méně než v ploše, kde byl jejich počet zvýšen. U druhů původních nevysévaných byly překvapivě prokazatelně vyšší počty semenáčků ve vysévané ploše (Tab. 4).

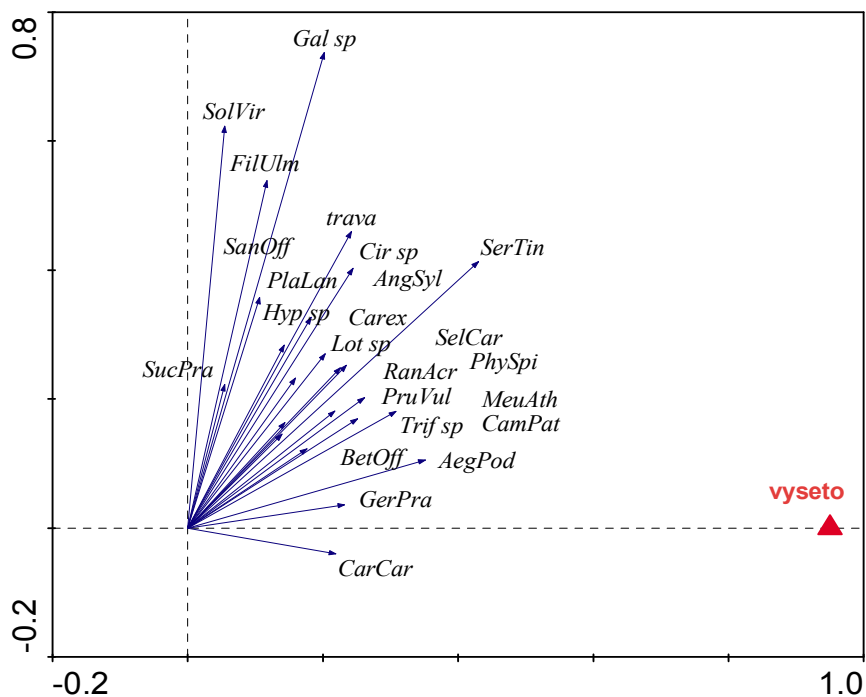
Vysetí pomohlo především nepůvodním druhům, nicméně vysoké počty semenáčků byly zaznamenány i u druhů nevysévaných, jako je např. *Plantago lanceolata*, *Sanguisorba officinalis* nebo *Betonica officinalis* (Obr. 12).



Obr. 11. Porovnání počtů semenáčků ve vysévaných a kontrolních plochách.

Tab. 4. Výsledky analýzy General Linear Models pro jednotlivé skupiny druhů. Vysvětlujícími faktory jsou čas, původ, kosení, hnojení, odstranění biomasy. Faktor plocha považuji za faktorem s náhodným efektem a je vnořen do faktorů kosení, hnojení a odstranění biomasy.

	původní nevyseté		původní vyseté		nepůvodní vyseté	
	F	p	F	p	F	p
kosení	16,3927	0,000931	11,5975	0,003618	17,9672	0,000626
hnojení	22,3503	0,000228	13,7134	0,001929	18,6268	0,000533
odstranění dominanty	0,2953	0,594345	1,0385	0,323328	1,2728	0,275872
kosení*hnojení	10,5936	0,004971	1,2035	0,288855	0,6476	0,432754
kosení*odstraněné dominanty	0,4919	0,493150	0,2015	0,659516	0,7044	0,413690
hnojení*odstranění dominanty	0,7130	0,410896	3,9029	0,065712	0,0651	0,801857
kosení*hnojení*odstranění dominanty	0,2927	0,595943	0,0015	0,969932	1,6011	0,223867
plocha(kosení*hnojení*odstranění dominanty)	4,4065	0,000000	5,1265	0,000000	0,8497	0,628103
čas	4,3250	0,000351	1,5973	0,148099	2,8834	0,009722
čas*kosení	1,2811	0,266180	1,5489	0,162527	0,1017	0,996166
čas*hnojení	1,9379	0,075050	1,7104	0,118730	0,1754	0,983300
čas*odstranění dominanty	0,2474	0,960065	0,0552	0,999139	0,1551	0,987927
čas*kosení*hnojení	3,0334	0,006936	1,9404	0,074666	0,3011	0,936002
čas*kosení*odstranění dominanty	1,4550	0,194024	0,2871	0,942797	0,6146	0,718595
čas*hnojení*odstranění dominanty	0,6577	0,683920	0,2300	0,966642	0,3544	0,906963
čas*kosení*hnojení*odstranění dominanty	0,5511	0,768931	0,2179	0,970882	0,1788	0,982463
vyseto	47,4151	0,000000	71,1715	0,000000	484,7390	0,000000
datum*vyseto	1,7338	0,113471	0,4841	0,819956	5,5539	0,000020

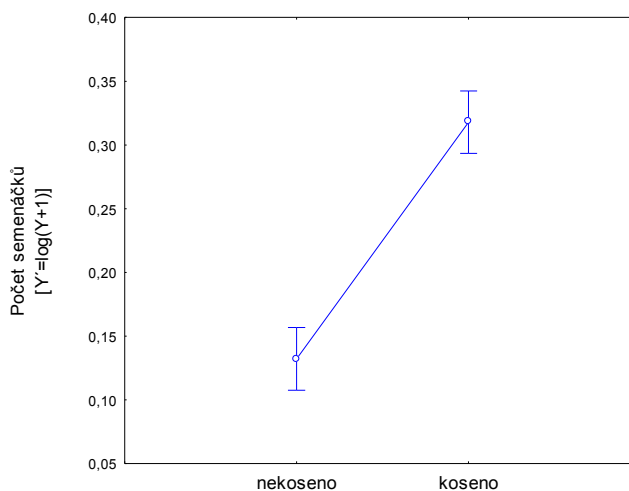


Obr. 12. Ordinační diagram RDA analýzy znázorňující vliv vysetí na počet semenáčků. Pouze první osa je omezená, ostatní faktory užity jako kovariáty.

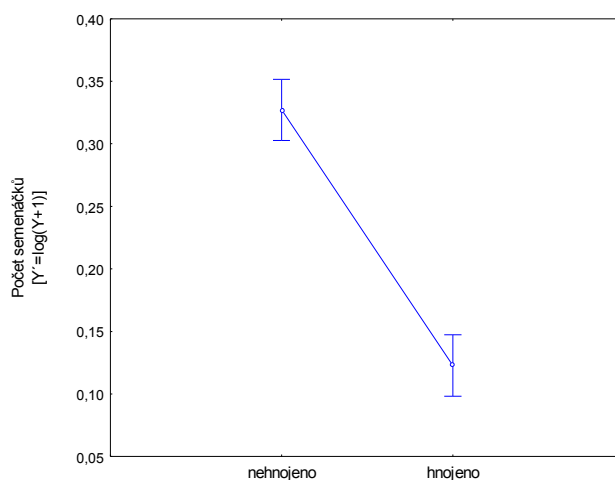
Vliv narušení na klíčení a chování semenáčků

Vliv kosení a hnojení na přežívání semenáčků je vysoce průkazný (Obr. 13, 14) (Tab. 5) oproti neprůkaznému vlivu odstranění dominanty ($F = 1,4951$, $p = 0,239134$) (Obr. 15). Žádný ze studovaných faktorů nevykazuje interakci s časem, tzn. že jejich vliv je v čase přibližně stálý. Z různých kombinací těchto narušení má na jejich chování vliv průkazně pouze kosení*hnojení ($F = 6,7171$, $p = 0,019668$) (Obr. 16), i při interakci s časem ($F = 3,1667$, $p = 0,004441$). Odstranění dominanty nemá vliv samo o sobě ani v žádné kombinaci s dalším faktorem.

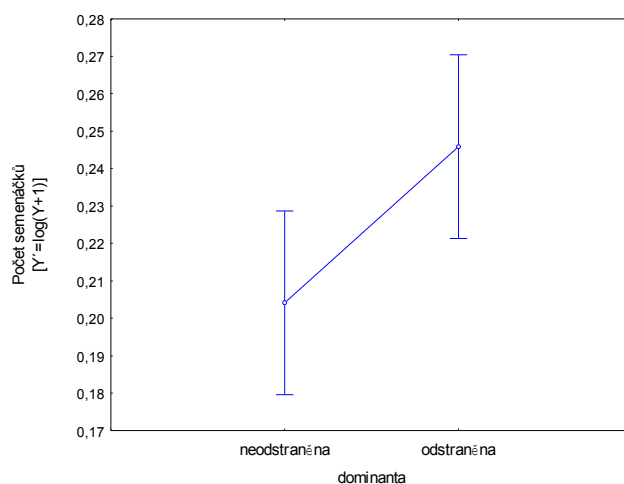
Při pohledu na jednotlivé skupiny je vidět jejich ovlivnění kosením a hnojením (Tab. 4). U původních druhů vychází navíc ještě průkazně interakce hnojení a času, narozdíl od druhů nepůvodních.



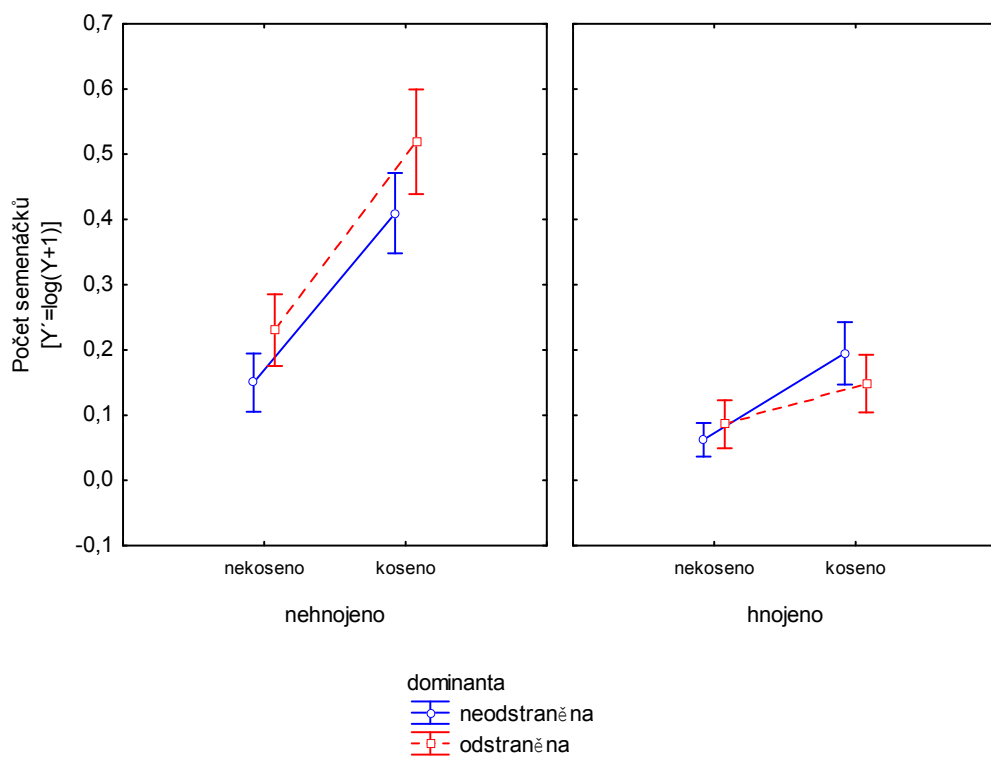
Obr. 13. Vliv kosení na počet semenáčků. Data jsou zprůměrována přes všechny druhy a časy.



Obr. 14. Vliv hnojení na počet semenáčků. Data jsou zprůměrována přes všechny druhy a časy.



Obr. 15. Vliv odstranění dominanty na počet semenáčků. Data jsou zprůměrována přes všechny druhy a časy.

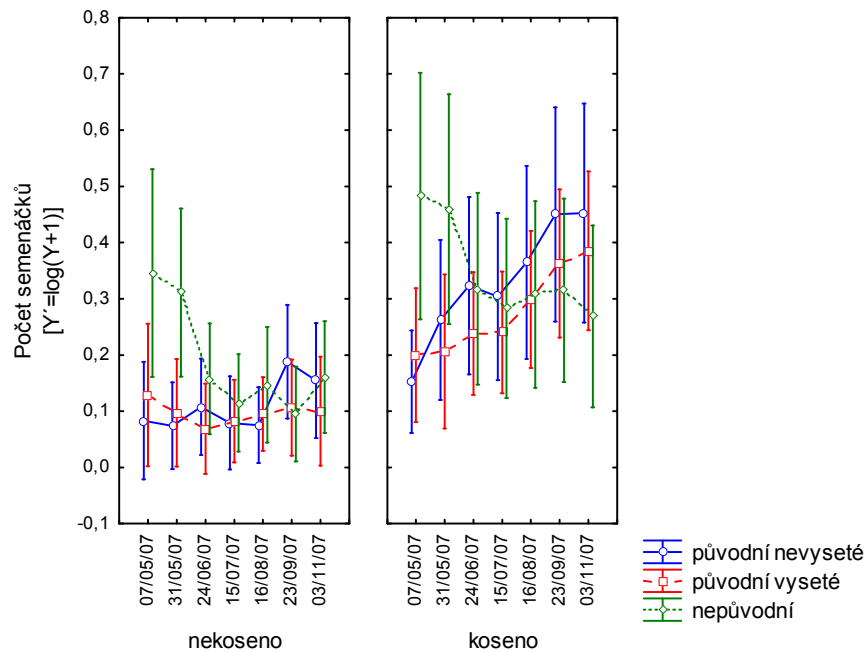


Obr. 16. Vliv kosení, hnojení a odstranění dominanty na počet semenáčků. Data jsou zprůměrována přes všechny druhy a časy.

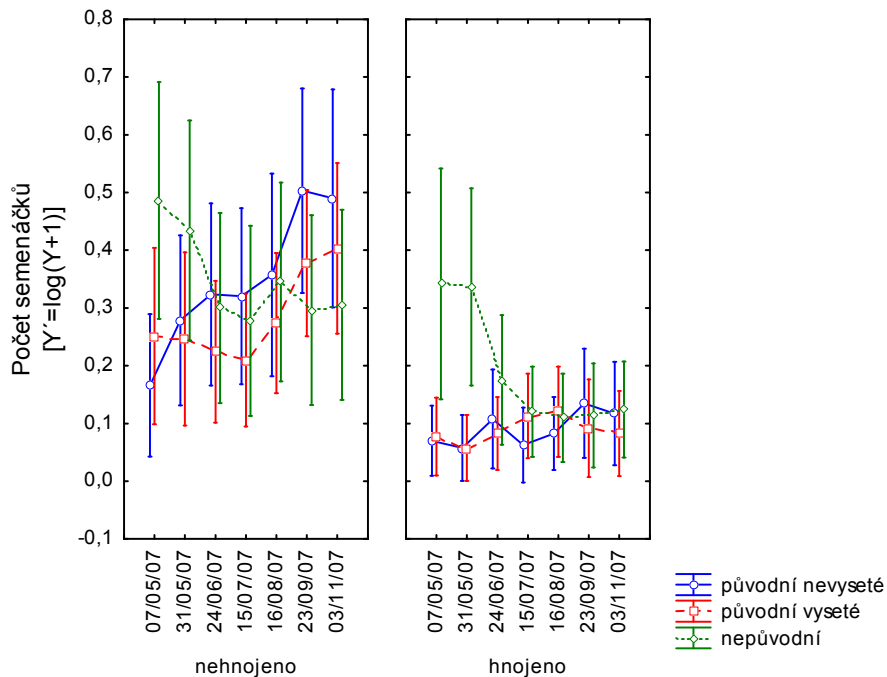
Tab. 5. Výsledky analýzy hierarchické analýzy variance se smíšenými efekty pro všechny skupiny druhů. Vysvětlujícími faktory jsou čas, původ, kosení, hnojení, odstranění biomasy. Faktor plocha považují za faktorem s náhodným efektem a je vnořen do faktorů kosení, hnojení a odstranění biomasy.

	SS	DF	MS	DF Error	MS Error	F	p
čas	0,5853	6	0,0976	880,00	0,0787	1,2398	0,283360
původ	1,1599	2	0,5800	880,00	0,0787	7,3708	0,000669
kosení	8,7003	1	8,7003	16,00	0,2932	29,6752	0,000054
hnojení	10,5209	1	10,5209	16,00	0,2932	35,8849	0,000019
odstranění dominanty	0,4383	1	0,4383	16,00	0,2932	1,4951	0,239134
kosení*hnojení	1,9693	1	1,9693	16,00	0,2932	6,7171	0,019668
kosení*odstranění dominanty	0,0263	1	0,0263	16,00	0,2932	0,0898	0,768244
hnojení*odstranění dominanty	0,7109	1	0,7109	16,00	0,2932	2,4247	0,138997
kosení*hnojení*odstranění dominanty	0,1556	1	0,1556	16,00	0,2932	0,5308	0,476788
čas*kosení	0,6047	6	0,1008	880,00	0,0787	1,2808	0,263397
čas*hnojení	0,7951	6	0,1325	880,00	0,0787	1,6842	0,121723
čas*odstranění dominanty	0,0885	6	0,0147	880,00	0,0787	0,1874	0,980383
čas*kosení*hnojení	1,4950	6	0,2492	880,00	0,0787	3,1667	0,004441
čas*kosení*odstranění dominanty	0,6789	6	0,1131	880,00	0,0787	1,4379	0,197034
čas*hnojení*odstranění dominanty	0,4039	6	0,0673	880,00	0,0787	0,8555	0,527315
původ*kosení	0,1753	2	0,0876	880,00	0,0787	1,1138	0,328763
původ*hnojení	0,4128	2	0,2064	880,00	0,0787	2,6229	0,073157
původ*odstranění dominanty	0,0239	2	0,0120	880,00	0,0787	0,1520	0,859032
původ*kosení*hnojení	1,0364	2	0,5182	880,00	0,0787	6,5860	0,001449
původ*kosení*odstranění dominanty	0,2252	2	0,1126	880,00	0,0787	1,4312	0,239575
původ*hnojení*odstranění dominanty	0,3795	2	0,1898	880,00	0,0787	2,4115	0,090271
čas*původ	3,6846	12	0,3071	880,00	0,0787	3,9024	0,000007
čas*původ*kosení	0,3353	12	0,0279	880,00	0,0787	0,3551	0,977942
čas*původ*hnojení	0,4730	12	0,0394	880,00	0,0787	0,5009	0,914840
čas*původ*odstranění dominanty	0,1379	12	0,0115	880,00	0,0787	0,1461	0,999694
plocha(kosení*hnojení*odstranění dominanty)	4,6910	16	0,2932	880,00	0,0787	3,7261	0,000001

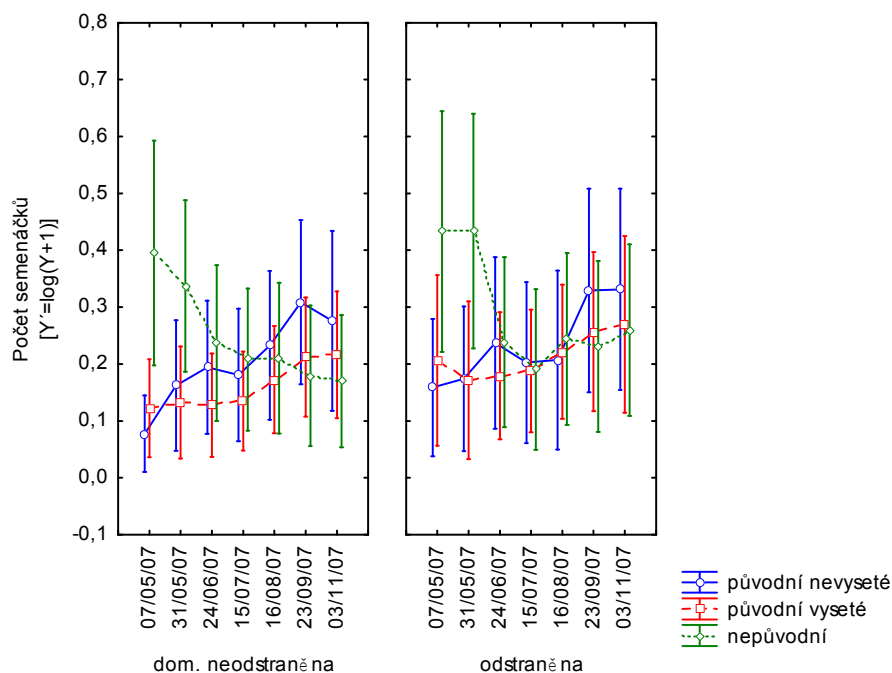
V kosených plochách semenáčky všech druhů lépe klíčily a déle přeživaly (Tab. 4) (Obr. 17), stejně tak tomu bylo i v nehnojených plochách (Obr. 18). V hnojených plochách přeživaly lépe semenáčky nepůvodních druhů. V plochách s odstraněnou dominantou se počty semenáčků příliš nelišily od počtů v plochách bez jejího odstranění (Obr. 19).



Obr. 17. Chování semenáčků v kosených a nekosených plochách v čase.

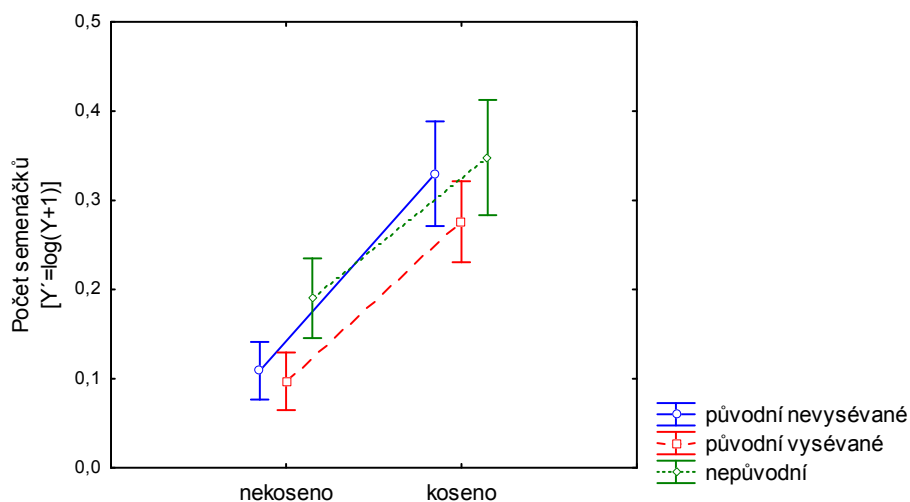


Obr. 18. Chování semenáčků v hnojených a nehnojených plochách.

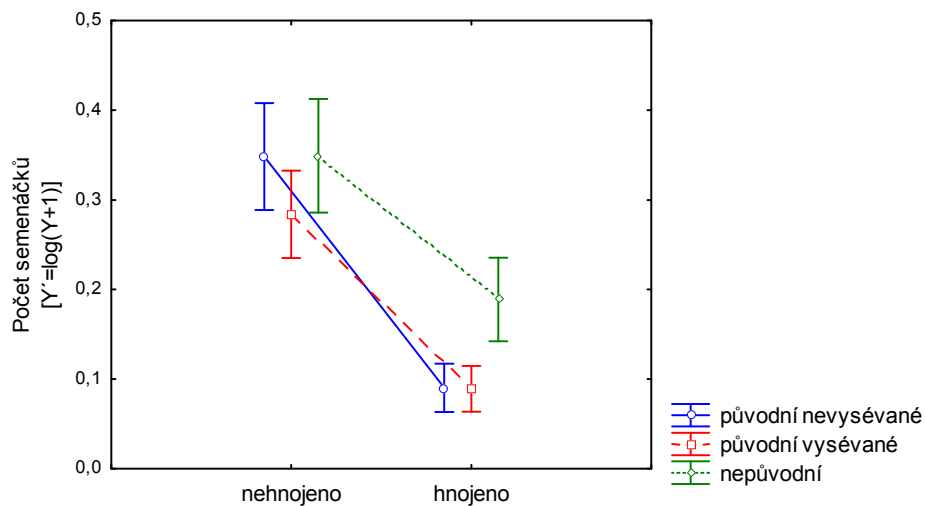


Obr. 19. Chování semenáčků v plochách s odstraněnou a neodstraněnou dominantou.

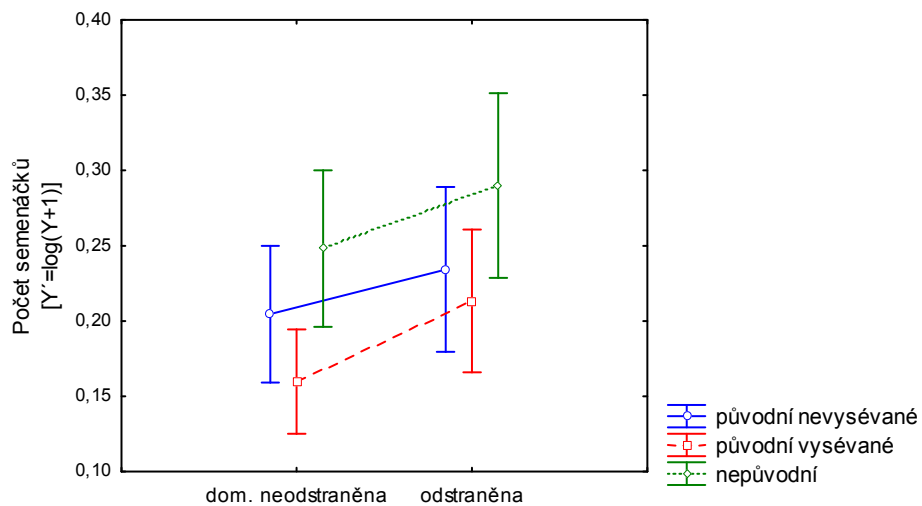
Semenáčky všech druhů odpovídají na narušení podobným způsobem (Obr. 20, 21, 22). Výjimkou je reakce nepůvodních druhů na hnojení, která není tolik výrazná jako u původních druhů. Podobné je to i při jejich odpovědích na narušení v různých kombinacích (Obr. 23, 24, 25). Podíváme-li se na jednotlivé druhy, většina klíčila v plochách s odstraněnou dominantou nebo v kosených plochách, ale téměř žádný druh v plochách hnojených (Obr. 26). Vliv jednotlivých faktorů upřesňuje Obr. 27, který užívá škálování zaměřené na rozdíly mezi vzorky (a tím také na rozdíly mezi centroidy jednotlivých zásahů).



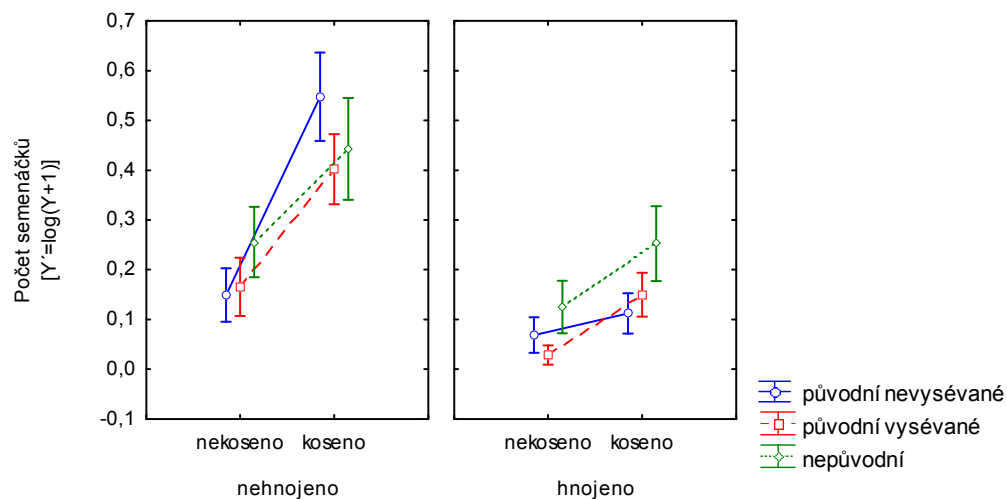
Obr. 20. Vliv kosení na počet semenáčků.



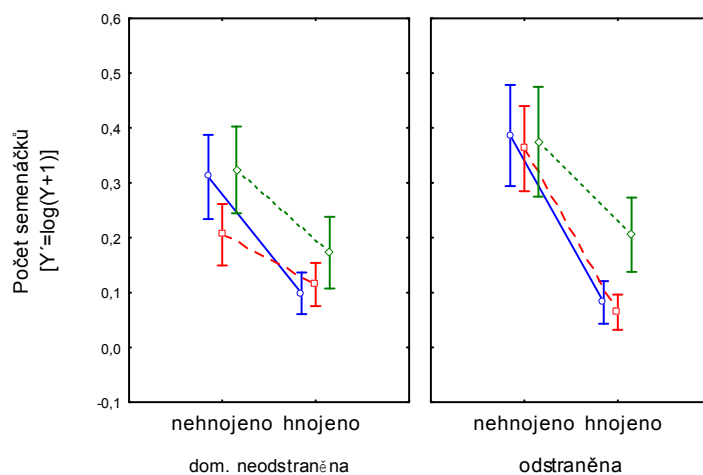
Obr. 21. Vliv hnojení na počet semenáčků.



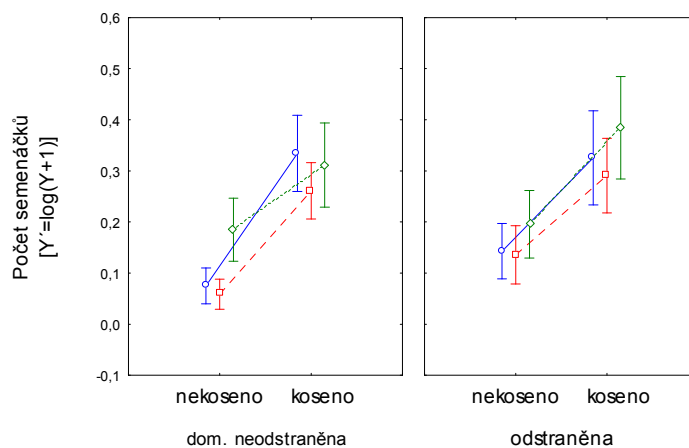
Obr. 22. Vliv odstranění dominanty na počet semenáčků.



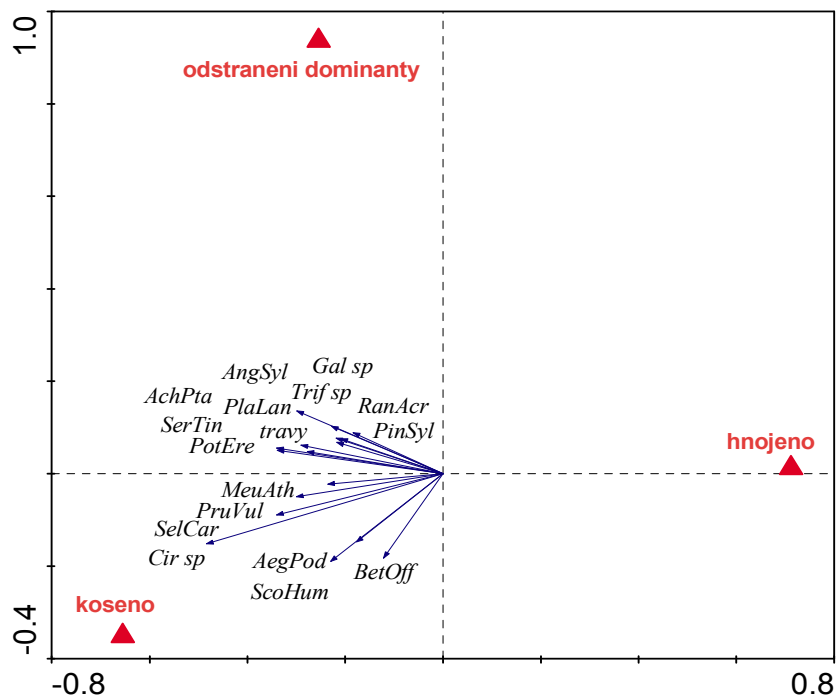
Obr. 23. Vliv kosení a hnojení na počet semenáčků.



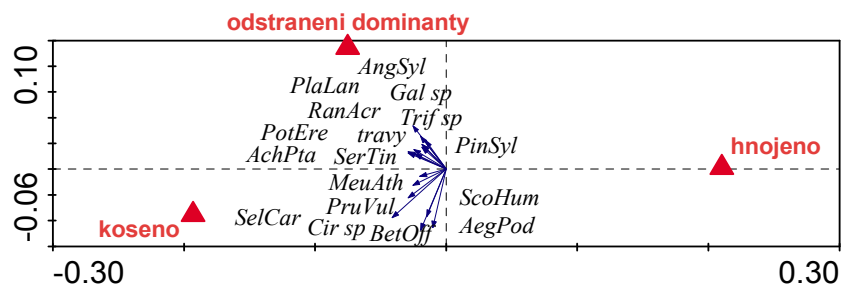
Obr. 24. Vliv hojení a odstranění dominanty na počet semenáčků.



Obr. 25. Vliv kosení a odstranění dominanty na počet semenáčků.



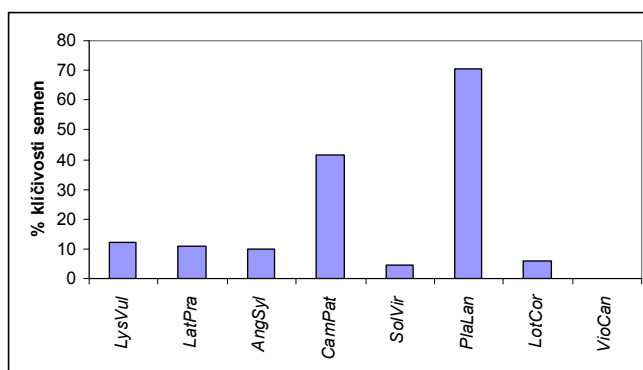
Obr. 26. Ordinační diagram RDA znázorňující vliv narušení na jednotlivé druhy. Škálování diagramu je zaměřeno na korelace mezi druhy.



Obr. 27. Ordinační diagram RDA znázorňující vliv narušení na jednotlivé druhy. Škálování diagramu je zaměřeno na vzdálenosti mezi vzorky, a tedy i na centroidy.

4.3 Test klíčivosti k výsevům 2004

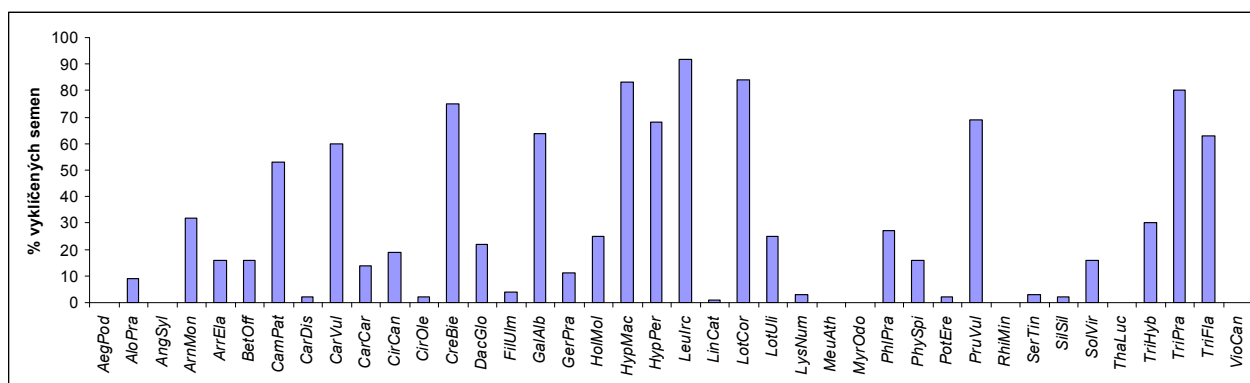
Nejvíce klíčila semena druhů *Plantago lanceolata* (71 %) a *Campanula patula* (42 %). Ostatní druhy klíčily výrazně méně - *Lysimachia vulgaris* 12 %, *Lathyrus pratensis* 11 %, *Lotus corniculatus* 6 % a nejméně *Solidago virgaurea* 4 % (Obr. 28).



Obr. 28. Klíčivost jednotlivých druhů.

4.4 Test klíčivosti k výsevům 2006

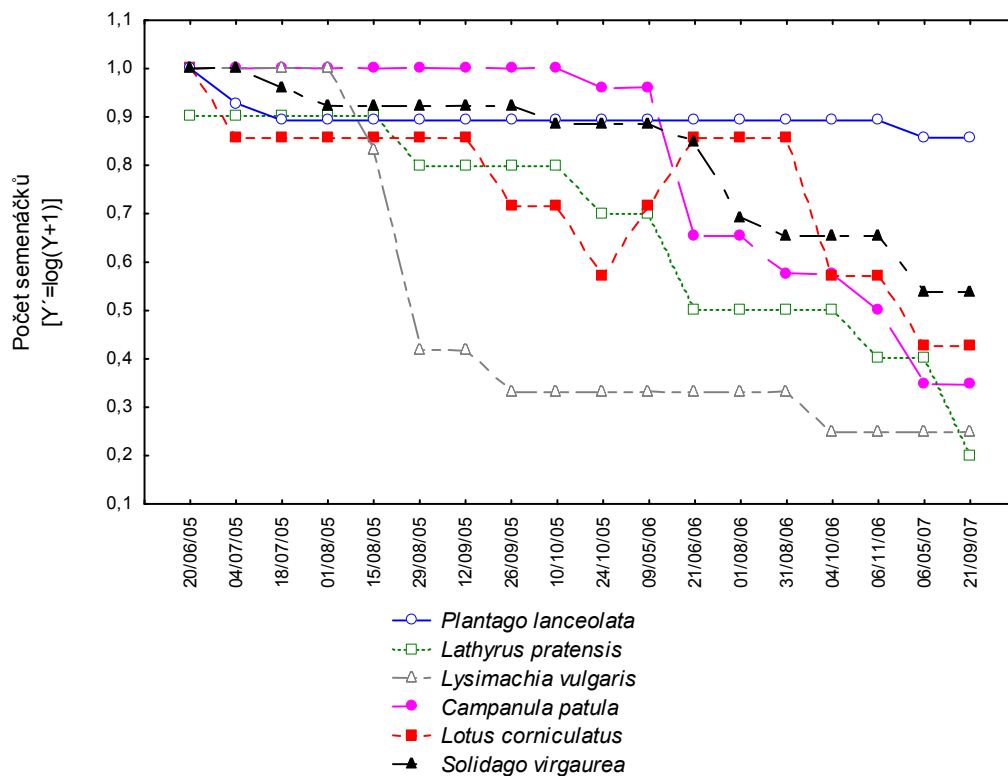
Během prováděného testu klíčivosti semena některých druhů vůbec nevyklíčila (*Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvetsris*, *Meum catharticum*, *Myrrhis odorata*, *Rhinanthus minor*, *Thalictrum lucidum* a *Viola canina*) (Obr. 29). Velmi málo klíčila i semena druhů *Linum catharticum*, *Carex disticha*, *Cirsium oleraceum*, *Potentilla erecta*, *Silaum silaus*, *Serratula tinctoria* (1 - 2 % vyklíčených semen). Naopak semena druhů *Leucanthemum irtutianum*, *Lotus corniculatus*, *Hypericum perforatum* nebo *Trifolium pratense* vyklíčila téměř všechna.



Obr. 29. Klíčivost jednotlivých druhů.

4.5 Vysazovací pokus

Většina sazenic vybraných druhů se ve společenstvu úspěšně uchytila, po třech letech pozorování stále všechny druhy přežívají. Po pokosení plochy v prvním roce sledování došlo k výraznějšímu úhynu jen u druhů *Lathyrus pratensis* a *Lysimachia vulgaris* (Obr. 30). Nejlépe přežívají sazenice druhu *Plantago lanceolata*. Tři jedinci druhu *Campanula patula* dospěly do reprodukčního stádia a ve třetím roce pozorování kvetly.



Obr. 30. Přežívání sazenic jednotlivých druhů. Přežívání udává podíl přeživších jedinců z celkového počtu vysazených.

5 Diskuze

Základem mé práce byly vysévací pokusy. Pomocí nich mohu zjistit některé omezující faktory pro výskyt druhů ve společenstvu, ale zdaleka ne všechny. Zároveň jsou ovlivňovány řadou činitelů, které jsem zmínila již v úvodu. Proto jsem vysévací pokusy doplnila provedením několika dalších pokusů, které mi měly pomoci tyto činitele alespoň z části objasnit. Těmito pokusy byly testy klíčivosti vysévaných semen a výsadba předpěstovaných sazenic.

Testy klíčivosti jsem chtěla stanovit, do jaké míry je počet semenáčků v cílovém společenstvu ovlivněn klíčivostí semen, případně v interpretacích korigovat výsledky s ohledem na klíčivost jednotlivých druhů.

Cílem vysazovacího pokusu bylo zjistit, jak by ve společenstvu přežívaly velikostně větší semenáčky. Překonání fáze semenáčku vzniklého po vyklíčení do fáze nedospělé rostliny se totiž jeví pro přežití druhů jako klíčové.

5.1 Testy klíčivosti

Klíčivost semen většiny druhů ve společenstvu neodpovídala klíčivosti semen zjištěné při testech klíčivosti. V testu klíčivosti semen vysévaných v roce 2004 sice klíčila nejvíce semena druhů *Plantago lanceolata* a *Campanula patula*, v přirozeném společenstvu však klíčily po druhu *Plantago lanceolata* nejvíce druhy *Lotus corniculatus* a *Lysimachia vulgaris*. Obdobně rozdílné výsledky dostaneme i při porovnání klíčivosti semen vysévaných v roce 2006. Podobnou klíčivost v umělých podmínkách a v lučním společenstvu měly snad jen druhy *Viola canina*, *Linum catharticum* a *Thalictrum lucidum*. Tyto druhy téměř vůbec nevyklíčily jak v umělých podmínkách, tak v lučním společenstvu. Naopak např. druhy *Aegopodium podagraria*, *Serratula tinctoria*, *Meum athamanticum* nebo *Myrrhis odorata* klíčily ve společenstvu daleko více než v testu klíčivosti, ve kterém některé nevyklíčily vůbec. Z těchto důvodů jsem nehledala vztah mezi klíčivostí zjištěnou při testech klíčivosti a počtem semenáčků ve společenstvu. Tyto rozdíly mohly být zapříčiněny velkou citlivostí semen na dané podmínky, k rozdílné klíčivosti stačí jen mírné rozdíly podmínek např. při uchovávání semen nebo po jejich vysetí (BASKIN & BASKIN 1999, KOTOROVÁ & LEPŠ 1999).

5.2 Vysévací pokusy

Jak jsem zmínila již v úvodu, jedním z největších problémů při vysévacích pokusech je nedostatečná délka pozorování. Jeden z vysévacích pokusů jsem sledovala tři roky, což již pokládám za rozumnou délku pozorování pro vyvození určitých závěrů, druhý pokus jsem sledovala pouhý jeden rok.

Každý z těchto dvou pokusů mi umožnil zodpovědět či upřesnit trochu odlišné problémy, neboť se svým zaměřením mírně lišily. Na základě pozorování vysévacích pokusů mohu rozpoznat, čím je společenstvo omezováno. Na základě porovnávání počtu semenáčků druhů původních vysévaných a nevysévaných mohu říci, je-li společenstvo omezeno více dostupností semen nebo dostupností míst vhodných pro jejich vyklíčení a uchycení. Víme, že jejich vyklíčení a uchycení nebrání abiotické podmínky. Proto by hlavním důvodem, pomíneme-li kompetici, herbivorii a nemoci, proč po vysetí nedojde k nárůstu počtu jejich semenáčků měla být právě nedostupnost vhodných míst (ZOBEL 1997). Zároveň je nutné zmínit, že ne každý rok jsou podmínky prostředí vhodné pro klíčení semen všech druhů, z tohoto důvodu jsem sledovala i semenáčky druhů původních, které do společenstva nebyly vysévány. Např. ŠPAČKOVÁ & LEPŠ (2004) ve své studii zjistili, že v průběhu let se mění jak celkové počty semenáčků, tak jejich druhové složení. Podobné změny jsem zaznamenala i ve svých pokusech, tyto změny v zastoupení druhů v čase poukazují na rozdílnou produkci semen různých druhů v čase. Pokud by neklíčily ani vysévané ani nevysévané druhy, příčinou jejich neklíčivosti by byla právě nepřízeň počasí (KOTOROVÁ & LEPŠ 1999). Porovnáním počtů uchycených semenáčků druhů původních a nepůvodních pak mohu zjistit, je-li společenstvo omezeno šířitelností druhů, a objasnit význam a důležitost omezení druhového složení společenstva šířitelností semen (ZOBEL et al. 2005). Výsledky tříletého pokusu mi umožňují předpovídat, jak se počty semenáčků budou měnit do budoucnosti. Dále mohu porovnávat počty semenáčků a jejich změny v plochách, které byly různými způsoby narušeny.

Výsevy 2004

Ve vysévacím pokusu 2004 semena většiny druhů vyklíčila již v době prvního zaznamenávání počtu semenáčků a jejich počet se od té doby nezvyšoval. Pomalu klíčila semena druhů *Lotus corniculatus* a *Lathyrus pratensis*, což je dané velikostí a hmotností jejich semen. Obecně platí, že velká semena sice klíčí pomaleji, ale jsou silnějšími

konkurenty. Ostatní druhy mají malá semena, která klíčí rychle a snaží se tak vyhnout přímé konkurenci (LEISHMAN 2001). Skutečnost, že vyklíčila semena druhů ve společenstvu původních i nepůvodních, ukazuje, že ve společenstvu je dostatek míst vhodných pro uchycení semen, která nejsou obsazena pouze kvůli omezené dostupnosti semen nebo jejich šířitelnosti (FOSTER 2001, FOSTER & TILMAN 2003, MÜNZZBERGOVÁ 2005).

V průběhu tříletého pozorování počty semenáčků různě kolísaly. Nejvýraznějším faktorem ovlivňujícím jejich přežívání je přečkání zimního období, a to zejména po první sezóně. Na jaře druhého roku pozorování se počty přežívajících semenáčků výrazně snížily. Od té doby se už jejich počty takto výrazně neměnily, a docházelo pouze k pozvolnému klesání počtů semenáčků. Během tří let se ve společenstvu uchytilo mnoho jedinců, ale jen dva jedinci druhu *Lotus corniculatus* dospěly do reprodukčního stádia. Kromě tohoto druhu a druhu *Plantago lanceolata* nedošlo u žádného jiného druhu k velikostnímu růstu semenáčků od jeho vyklíčení. Proto se domnívám, že pokud se semenáčky nedostanou do dospělé fáze, jejich úbytek potrvá až do jejich úplného vyhynutí, neboť nejsou schopny překonat tuto fázi.

Značný vliv mělo i pokosení ploch, které snížilo počty hlavně druhů *Lotus corniculatus*, *Lathyrus pratensis* a *Lysimachia vulgaris*. To je do velké míry zapříčiněné velkou ztrátou vlhkosti po pokosení, kdy plochy značně vysychají. Pouze u druhů *Plantago lanceolata* a *Solidago virgaurea*, které snášejí i sušší stanoviště, je po pokosení malý nárůst v počtech semenáčků.

Ve společenstvu vyklíčily všechny druhy, na lokalitě původní i nepůvodní. Jejich vyklíčení nepovažuji za důkaz vhodnosti společenstva pro daný druh, neboť semena jsou schopná vyklíčit i na ne zcela vhodných místech pro další vývoj rostliny. Klíčení je ovlivněno řadou faktorů, v nepůvodním společenstvu pak hraje velkou roli hmotnost semene. Např. druh *Lotus corniculatus* má velká semena, která mají díky své velikosti lepší schopnost vyklíčit v jakémkoli porostu. Oproti tomu malá semena druhů *Campanula patula* nebo *Solidago virgaurea* nejsou příliš dobře vybavena ke konkurenci, a tím je jejich šance na úspěšné uchycení v porostu nižší. Proto je v nepůvodním společenstvu nutné sledovat jejich přežívání (nejen jejich klíčení).

Semena nepůvodních druhů sice lépe (více a rychleji) klíčila, ale s postupem času se počty jejich semenáčků prudce snižovaly. Jejich vymírání mohly způsobit abiotické faktory nebo negativní biotické interakce s okolní vegetací (MÜNZZBERGOVÁ 2005). Ale protože docházelo k poklesu počtů semenáčků i u původních druhů, nevhodnost prostředí nemusí být jediným důvodem (EHRLÉN et al. 2006).

MOLES & WESTOBY (2004) ve své studii uvádějí, že rozhodující vliv na úhyn semenáčků má především herbivorie, sucho a patogenní infekce, zatímco fyzické poškození nebo kompetice s okolní vegetací je příčinou úhynu jen u malého procenta počtu semenáčků. Kompetice mezi semenáčky není považována za rozhodující faktor, který by měl klíčový vliv na druhové složení společenstva (LEISHMAN 2001), neboť v přirozeném společenstvu je jen málokdy takové množství semenáčků, aby si mohly vzájemně konkurovat (MOLES & WESTOBY 2004). Při vysévacích pokusech, kdy je do společenstva přidáno velké množství semen, výrazně vzrůstá hustota semenáčků, a potom zde může docházet ke kompetici. Při vysévacích pokusech je počet semenáčků výrazně snižován i díky kompetici s okolní vegetací (JAKOBSSON & ERIKSSON 2000, TURNBULL et al. 2000, JANEČEK & LEPŠ 2005). To tedy může být důvodem, proč se v průběhu času začaly počty semenáčků pomalu snižovat. Tento fakt by spíše podpoval domněnku, že nepřítomnost nepůvodních druhů na lokalitě není zapříčiněna tím, že se semena druhů na lokalitu nedostala. To je i ve shodě se skutečností, že se tyto druhy vyskytují v relativní blízkosti experimentální lokality (do 1 km). Naproti tomu, na lokalitě nepůvodní *Lotus corniculatus* byl jako jediný z vyšetřovaných druhů schopný dosáhnout reprodukčního stádia (byť pouze dva jedinci). To by podporovalo hypotézu, že tento druh je šířitelností semen omezen – tomu odpovídá i skutečnost, že patří mezi druhy s těžkými semeny. Relativně nečekaná je malá úspěšnost v uchycování semenáčků u druhů původních. Prakticky úplné vymření všech semenáčků druhu *Lysimachia vulgaris* napovídá, že dynamiku tohoto druhu na lokalitě je nejdůležitější vegetativní rozmnožování (dlouhé podzemní výběžky).

Narušení značně ovlivnilo počet vyklíčených semen a přežívajících semenáčků. Nejvýraznější byl tento efekt byl v prvním roce sledování, a to především v první polovině sezóny, kdy semena klíčila nejvíce. Během dalších let jeho vliv slábnul, na konci třetího roku byl již téměř nezatelný. Vrstva stařiny a mechové patro jsou tedy schopné se po 1-2 letech vrátit do svého původního stavu, jaký byl před narušením. Nicméně narušení ploch mělo na klíčivost semen znatelný, pozitivní, vliv. V nově vzniklých mezerách v porostu se ve většině případů zvýší počet uchycených semenáčků (JAKOBSSON & ERIKSSON 2000, FOSTER et al. 2004, JANEČEK & LEPŠ 2005). Na druhou stranu, semena v nich zároveň mohou být více napadána predátory, semenáčky jsou více vystaveny herbivorům a nepříznivým podmínkám (FOSTER 2001, KOLB 2007). Dynamika těchto nově vzniklých míst pak není příliš významná pro vyklíčení semen, ale má rozhodující vliv na uchycení a přežívání semenáčků (ŠPAČKOVÁ & LEPŠ 2004). Počty semenáčků se tak v plochách s narušením a bez narušení lišily, ale jejich

přežívání mělo podobný průběh. Navíc po prvním roce se snížil i rozdíl v počtech semenáčků mezi nenarušenými a narušenými plochami, což ukazuje na jistou omezenou kapacitu prostředí.

Výsevy 2006

Ve vysévacím pokusu 2006 se klíčivost a přežívání druhů původních a nepůvodních značně lišily. Druhy původní klíčily oproti nepůvodním druhům pomaleji, v průběhu téměř celé sezóny jejich počty mírně rostly. Celkový počet semenáčků byl u obou druhů přibližně stejný, ale protože nepůvodních druhů bylo vyseto podstatně více, původních druhů klíčilo výrazně větší množství. Křivka jejich přežívání má velmi podobný průběh. Po pokosení počty semenáčků nepůvodních druhů klesly na úroveň původních druhů, na podzim jich pak přežívalo méně. Mírný nárůst v počtech pak mohl být zapříčiněn dynamikou těchto míst, které se v průběhu sezóny mění.

Musím zde zmínit, že přestože bychom se podle grafů ukazujících součty v jednotlivých kategoriích mohli domnívat, že druhy vyklíčily a pak jejich počty pozvolně klesaly/stoupaly, podíváme-li se na jednotlivé druhy, je tam mnohem větší dynamika a průběh přežívání není tolik hladký jako při sečtení do skupin.

Při porovnávání vysévaných a nevysévaných ploch, u druhů původních vysetých klíčilo ve vysévaných plochách zřetelně více semen než v plochách kontrolních. V obou plochách jejich semenáčky přežívaly podobně, došlo skutečně jen ke zvýšení obsahu jejich semen ve společenstvu a nasycení vhodných míst. Oproti tomu u druhů původních nevysévaných jsem předpokládala, že počet jejich semenáčků bude stejný v obou plochách. Tento předpoklad se nepotvrdil, ve vysévaných plochách byl znatelně větší počet semenáčků. To bylo zapříčiněno zřejmě celkově větším počtem semenáčků v těchto plochách, který mě nutil tuto plochu prohlížet podrobněji, a tím ji i více narušit. Toto narušení stačilo ke zvýšení klíčivosti semen původních druhů. Ty navíc klíčily v obou plochách v přibližně stejném počtu, což poukazuje na správnost této domněnky, neboť v době prvního počítání plochy nebyly ještě ovlivněny mou činností. Později se počty v plochách od sebe oddělily, a ve vysévaných plochách byly počty vyšší. Při dalších dílčích analýzách jsem ověřila, že tyto výkyvy nejsou způsobené pouze jedním druhem, ani k nim nedochází v jedné ploše. Z druhů, u kterých byla výrazně zvýšena klíčivost ve vysetých plochách, to byly především druhy *Selinum carvifolium*, *Myosotis nemorosa* a *Ranunculus acris*. U druhů nepůvodních

v kontrolní ploše neklíčila žádná semena, případně jen ta, která tam byla zanesena vodou apod. (velmi nízké počty).

V tomto pokusu jsem sledovala odpověď chování semenáčků na různé kombinace narušení. Tato odpověď byla ve většině případů podobná. Ve většině studií došlo po pokosení nebo odstranění dominanty ke zvýšení počtu semenáčků v takto ovlivněných plochách (LEPŠ 1999). Tak tomu bylo i v mých pokusech, naopak hnojení jejich počty snížilo. U nepůvodních druhů byla však reakce na hnojení slabší než u druhů původních. Nedovedu posoudit, co způsobilo mírnější odpověď u druhů nepůvodních na hnojení. Všeobecně s rostoucí dostupností živin roste i kompetice, především o světlo. Pro uchycení v plochách s vysokou produktivitou jsou zvýhodněny druhy s velkými semeny, neboť jejich semenáčky musí překonat hustou vrstvu opadu (TILMAN 1997). Proto produktivní společenstva bývají často omezena dostupností právě vhodných míst (FOSTER et al. 2004). Kosení výrazně pomohlo původním druhům, původní vysévané druhy měly ke konci sezony dokonce podobný počet semenáčků jako druhy nepůvodní na počátku sledování.

Zajímavé je načasování klíčení v různě narušených plochách. Nejdříve klíčily semenáčky v plochách s odstraněnou dominantou. Šlo hlavně o druhy s primárními bezrozetovými prýty. Naopak v kosených plochách klíčila často semena druhů s přízemní listovou růžicí. Jakoby tak byly rozděleny různé růstové formy podle odlišného managementu ploch. Pokosení poškodí rostlinu s přízemní růžicí listů daleko méně, než rostlinu s jediným vysokým prýtem.

5.3 Vysazovací pokus

Tímto pokusem jsem chtěla zjistit, jestli jsou jedinci vybraných druhů schopni existence i po odstranění dvou hlavních faktorů ovlivňujících úspěšné uchycení druhu, za které pokládám vyklíčení semen a uchycení semenáčků. Sledováním jejich přežívání ve společenstvu jako dospělejších jedinců jsem pak mohla posoudit, jaké další faktory měly na jejich přežívání vliv. Většina druhů byla schopna v tomto stádiu vývoje ve společenstvu přežít, výrazný úhyn byl pouze u jedinců původního druhu *Lysimachia vulgaris*, kteří byli napadeni houbovou infekcí listů, v jejímž důsledku usychaly. Vždy na podzim došlo k poklesu počtu u všech jedinců, což bylo způsobené tím, že v tomto období mají rostliny velkou biomasu, dochází mezi nimi ke kompetici, která ústí ve zředění populací (BEGON et al. 1997). Po třech letech pozorování nejlépe přežívají jedinci druhů *Plantago lanceolata*

a *Solidago virgaurea*, kteří jsou díky přizemní listové růžici konkurenčně velmi silní. Z vysazených druhů dosáhly reprodukčního stádia tři individua druhu *Campanula patula*. Spolu s dobrým přežíváním sazenek *Solidago virgaurea* to naznačuje, že pro tyto dva druhy je na lokalitě limitující stádium přežití čerstvě vyklíčeného semenáče. Relativně rychlé vymírání jedinců původních druhů (*Lysimachia vulgaris*, *Lathyrus pratensis*) ukazuje, že interpretace neschopnosti vysazených a vysetých jedinců druhu se udržet ve společenstvu ještě nemusí být důkazem, že je společenstvo pro druh nevhodné. Oba tyto druhy jsou trvalou součástí studovaného společenstva. U druhu *Lysimachia vulgaris* můžeme předpokládat, že se šíří hlavně dlouhými podzemními výběžky, které i ve značné vzdálenosti od mateřského jedince vytvoří silného dospělého jedince (a proto není uchycení jedinců vzniklých ze semen pro populaci důležité). Naproti tomu nízká úspěšnost druhu *Lathyrus pratensis*, který má ze všech studovaných druhů největší semena, je překvapivá, a těžko pro ni hledám vysvětlení.

6 Závěr

Základní otázkou celé práce bylo, zda je klíčovým bodem pro rozšíření druhů jejich schopnost šířit se nebo jejich schopnost se na místě úspěšně uchytit. Studie, které tento problém řešily, obvykle dospěly k závěru, že hlavním limitujícím faktorem je šířitelnost. (SATTERTHWAITE 1997, MÜNZBERGOVÁ 2004, TAKAHASHI et al. 2004, MÜNZBERGOVÁ 2005, VANDVIK & GOLDBERG 2005, ZOBEL et al. 2005, EHRLÉN ET al 2006). ERIKSSON & JAKOBSSON (1998) hledali vztahy mezi velikostí semen, jejich produkcí a uchycením. Zjistili, že právě produkce semen a jejich uchycení ovlivňuje schopnost kolonizace. K podobným závěrům došli ve svých studiích i ostatní (TILMAN 1997, POSCHLOD & BIEWER 2005). Klíčovým znakem je tak podle nich velikost semen.

Při svém pozorování pokusů jsem zjistila, že všechny druhy, jejichž semena vyklíčila, byly schopny se po nějaký čas ve společenstvu uchytit. To poukazuje na omezenost společenstva dostupností semen. Nicméně počet semenáčků většiny druhů pozvolna klesal. V tříletém pokusu většina jedinců vyhynula ještě před dosažením reprodukčního stádia. Zdá se, že klíčovou fází pro skutečně úspěšné uchycení druhu ve společenstvu není se do něho dostat ani vyklíčit, ale vyrůst z malého semenáčku v nedospělou rostlinu. Této fázi zřejmě brání nějaké faktory biologické povahy, jakými může být např. kompetice, herbivorie, nepřítomnost symbiotických organismů ad.

Narušení společenstva má vliv nejen na počet semenáčků, ale i na jejich druhové složení.

Omezení šířitelností semen se liší u jednotlivých druhů - a nepůvodních můžeme předpokládat, že je důležité především pro druh *Lotus corniculatus*. Naopak pro druh *Campanula patula*, jehož 3 jedinci ve vysazovacím pokusu dospěly do reprodukčního stádia, je zřejmě rozhodující překonání fáze z čerstvě vyklíčeného semenáčku do fáze dospělého jedince. Porovnání výsledků pokusů pro druhy původní a nepůvodní ukazuje, že při interpretaci vysévacích a vysazovacích pokusů z hlediska omezení šířitelností musíme být extrémně opatrní.

7 Literatura

- BASKIN C. C. & BASKIN J. M. (1998): *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- BEGON M, HARPER J. L. & TOWNSEND C. L. (1997): *Ekologie - jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- CASWELL H. (2001): *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2nd ed., Sinauer. Sunderland.
- CLARK C. J., POULSEN J. R., LEVEY D. J. & OSENBERG C. W. (2007): Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *Am. Nat.* 170: 128-142.
- COULSON S. J., BULLOCK J. M., STEVENSON M. J. & PYWELL R. F. (2001): Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *J. Appl. Ecol.* 38: 204-216.
- DALLING J. W., MULLER-LANDAU H. C., WRIGHT S. J. & HUBBEL S. P. (2002): Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *J. Ecol.* 90: 714 - 727.
- EHRLÉN J. & ERIKSSON O. (2000): Dispersal limitation and patch occupancy in 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. *J. Ecol.* 94: 1224-1232.
- ERIKSSON O. (2000): Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecol. Biogeog.* 9: 443-449.
- ERIKSSON O. & EHRLÉN J. (1992): Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- ERIKSSON O. & JAKOBSSON A. (1998): Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *J. Ecol.* 86: 922-933.
- ERIKSSON O. & JAKOBSSON A. (2000): A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
- FOSTER B. L. (2001): Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecol. Lett.* 4: 530-535.
- FOSTER B. L. & GROSS K. L. (1997): Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology* 78: 2091-2104.

- FOSTER B. L. & TILMAN D. (2003): Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *J. Ecol.* 91: 999-1007.
- FOSTER B. L., DICKSON T. L., MURPHY CH. A., KAREL I. S., SMITH V. H. (2004): Propagule pools mediate community assembly and diversity-ecosystem regulation along a grassland productivity gradient. *J. Ecol.* 92: 435-449.
- GRIME J. P. (2001): *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Chichester.
- GRUBB P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities - importance of regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- HENERY M. L. & WESTOBY M. (2001): Seed mass and nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos* 92: 479-490.
- HENDRY G. A. F. & GRIME J. P. (eds.) (1993): *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*. Chapman and Hall, London.
- JAKOBSSON A. & ERIKSSON O. (2000): A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
- JANEČEK Š. & LEPŠ J. (2005): Effect of litter, leaf cover and cover of basal internode of dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecol.* 28: 141-147.
- JENKINS D. G., BRESCACIN C. R., DUXBURY C. V., ELLIOTT J. A., EVANS J. A., GRABLOW K. R., HILLEGASS M., LYON B. N., METZGER G. A., OLANDESE M. L., PEPE D., SILVERS G. A., SURESCH H. N., THOMPSON T. N., TREXLER CH. M., WILLIAMS G. E., WILLIAMS N. C. & WILLIAMS S. E. (2007): Does size matter for dispersal distance? *Global Ecol. Biogeog.* 16: 415-425.
- KLIMEŠ L. (2005): A transient expansion of sown plants and diaspore limitation. *Folia Geobot.* 40: 69-75.
- KOLB A., LEIMU R. & EHRLÉN J. (2007): Environmental context influences the outcome of a plant-seed predator interaction. *Oikos* 116: 864-872.
- KOTOROVÁ I. & LEPŠ J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *J. Veg. Sci.* 10: 175-186.
- KŘENOVÁ Z. & LEPŠ J. (1996): Regeneration of *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *J. Veg. Sci.* 7: 107-112.
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J. JUN., KAPLAN Z., KIRSCHNER J. & ŠTĚPÁNEK J. [eds.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.

- LEISHMAN M. R. (2001): Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93: 294-302.
- LEPŠ J. (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *J. Veg. Sci.* 10: 219-230.
- MOLES A. T., ACKERLY D. D., TWEDDLE J. C., DICKIE J. B., SMITH R., LEISHMAN M. R., MAYFIELD M. M., PITMAN A., WOOD J. T. & WESTOBY M. (2007): Global patterns in seed size. *Global Ecol. Biogeog.* 16: 109-116.
- MOLES A. T. & WESTOBY M. (2002): Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in larger-seeded species. *Oikos* 99: 241-248.
- MOLES A. T. & WESTOBY M. (2004): What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193-199.
- MORGAN J. W. (1997): The effect of gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae). *J. Appl. Ecol.* 34: 566-576.
- MÜNZZBERGOVÁ Z. & HERBEN T. (2005): Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oikos*: 89-112.
- MÜNZZBERGOVÁ Z. (2004): Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *J. Ecol.* 92: 854-867.
- MÜNZZBERGOVÁ Z. (2005): Factors limiting distribution of dry grassland species at different spatial scales. *Oikos* 113-150.
- POSCHLOD P. & BIEWER H. (2005): Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobot.* 40: 13-34.
- POSCHLOD P., TACKENBERG O. & BONN S. (2005): Plant dispersal potential and its relation to species frequency and co-existence. In: van der Maarel E. (ed.), *Vegetation ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 146 -171.
- PRIMACK R. B. & MIAO S. L. (1992): Dispersal can limit local plant distribution. *Cons. Biol.* 6: 513-519.
- SATTERTHWAITE W. H. (2007): The importance of dispersal in determining seed versus safe site limitation of plant populations. *Pl. Ecol.* 193: 113-130.
- SMITH CH. C. & FRETWELL S. D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-507.
- STATSOFT, INC. (2007): STATISTICA (data analysis software system), version 8.0.
- ŠPAČKOVÁ I. & LEPŠ J. (2004): Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. *Folia Geobot.* 29: 41-55.

- TAKAHASHI K. & KAMITANI T. (2004): Effect of dispersal capacity on forest plant migration at a landscape scale. *J. Ecol.* 92: 778-785.
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): Canoco for Windows Version 4.5.
- TILMAN D. (1997): Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78 (1): 81-92.
- TURNBULL L. A., CRAWLEY M. J. & REES M. (2000): Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- TURNBULL L. A., REES M. & CRAWLEY M. J. (1999): Seed mass and the competition/colonisation trade-off: a sowing experiment. *J. Ecol.* 87: 899-912.
- VANDVIK V. & GOLDBERG D. E. (2005): Distinguishing the role of dispersal in diversity maintenance and in diversity limitation. *Folia Geobot.* 40: 45-52.
- WEBB C. J. (1998): The selection of pollen and seed dispersal in plants. *Pl. Spec. Biol.* 13: 57 - 67.
- ZOBEL M. (1997): The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Tr. Ecol. Evol.* 12: 266-269.
- ZOBEL M., KALAMEES R. (2005): Diversity and dispersal - can the link be approached experimentally? *Folia Geobot.* 40: 3-11.
- ZOBEL M., OTSUS M., RÜNK K. & LIIRA J. (2005): Can long-distance dispersal shape the local and regional species pool? *Folia Geobot.* 40: 35-44.
- ZOBEL M., OTSUS M., LIIRA J., MOORA M & MÖLS T. (2000): Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81: 3274-3282.

Příloha 1: Seznam druhů vysévaných v pokuse Výsevy 2006 a jejich zkratky v diagramech vytvořených v programu Canoco for Windows. Druhy označené žlutou barvou byly v cílovém společenstvu původní.

<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>AegPod</i>
<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>AloPra</i>
<i>Angelica sylvestris</i>	<i>AngSyl</i>
<i>Arnica montana</i>	<i>ArnMon</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>ArrEla</i>
<i>Betonica officinalis</i>	<i>BetOff</i>
<i>Campanula patula</i>	<i>CamPat</i>
<i>Carex disticha</i>	<i>CarDis</i>
<i>Carex vulpina</i>	<i>CarVul</i>
<i>Carum carvi</i>	<i>CarCar</i>
<i>Cirsium canum</i>	<i>CirCan</i>
<i>Cirsium oleraceum</i>	<i>CirOle</i>
<i>Crepis biennis</i>	<i>CreBie</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>DacGlo</i>
<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>FilUlm</i>
<i>Galium album</i>	<i>GalAlb</i>
<i>Geranium pratense</i>	<i>GerPra</i>
<i>Holcus mollis</i>	<i>HolMol</i>
<i>Hypericum maculatum</i>	<i>HypMac</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>HypPer</i>
<i>Leucanthemum ircutianum</i>	<i>LeuIrc</i>
<i>Linum catharticum</i>	<i>LinCat</i>
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>LotCor</i>
<i>Lotus uliginosus</i>	<i>LotUli</i>
<i>Lysimachia nummularia</i>	<i>LysNum</i>
<i>Meum athamanticum</i>	<i>MeuAth</i>
<i>Myrrhis odorata</i>	<i>MyrOdo</i>
<i>Phleum pratense</i>	<i>PhlPra</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>PhySpi</i>
<i>Potentilla erecta</i>	<i>PotEre</i>
<i>Prunella vulgaris</i>	<i>PruVu</i>
<i>Rhinanthus minor</i>	<i>RhiMin</i>
<i>Serratula tinctoria</i>	<i>SerTin</i>
<i>Silaum silaus</i>	<i>SilSil</i>

<i>Solidago virgaurea</i>	<i>SolVir</i>
<i>Thalictrum lucidum</i>	<i>ThaLuc</i>
<i>Trifolium hybridum</i>	<i>TriHyb</i>
<i>Trifolium pratense</i>	<i>TriPra</i>
<i>Trisetum flavescens</i>	<i>TriFla</i>
<i>Viola canina</i>	<i>VioCan</i>

