

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA BOTANIKY



## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Čím je omezováno rozšíření poloparazitické rostliny  
kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*)?

Petr Blažek



BLAŽEK P. (2009): Čím je omezováno rozšíření poloparazitické rostliny kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*)? [Which factors limit the distribution of the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*? Bc. Thesis, in Czech.] – 19 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

Populations of the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor* are declining recently. The decline is probably caused by changing agricultural practices. Using a seed sowing experiment, I tried to demonstrate the dispersal limitation of this species, and at the same time, I examined several possible factors that could limit the *Rhinanthus minor* distribution. I found that seedlings of *Rhinanthus minor* can establish well in quite wet sites with low amount of litter and nutrients. This corresponds to meadows that are regularly mown. However, due to its annual life cycle and lack of persistent seed bank, mowing at the time of flowering could be detrimental for *Rhinanthus minor* populations.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské 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 29. dubna 2009

.....

## **Shrnutí:**

Populace poloparazitické rostliny kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*) v současné době ustupují z krajiny. To může být způsobeno změnou obhospodařování krajiny. Pomocí vysévacího experimentu jsem se pokusil objasnit *dispersal limitation* a zároveň prověřil různé faktory, které by mohly omezovat rozšíření kokrhele. Zjistil jsem, že se semenáčky mohou dobře uchytit na poměrně vlhkých místech s malým množstvím opadu a živin. Jde většinou o louky, které jsou pravidelně koseny. Nicméně kosení v době květu může, kvůli jednoletosti rostliny a absenci semenné banky, vést k rychlému vymírání populací kokrhele.

## **Poděkování**

Děkuji Janě a Jakubovi za pomoc se sběrem semen, Kouřovi a Milanovi za pomoc s určováním druhů, Davidu Zelenému za poskytnutí vzorečku na výpočet *heat load*, Milanu Chytrému za poskytnutí snímků z Národní fyto sociologické databáze, Zuzce a Marge za pomoc v terénu a Šuspovi za všechno...

## **Obsah**

1 Úvod.....	1
1.1 Problematika .....	1
1.1.1 Kokrhel menší .....	1
1.1.2 Faktory omezující rozšíření druhů.....	2
1.2 Cíl práce.....	3
2 Metodika.....	3
2.1 První sezóna.....	3
2.2 Druhá sezóna.....	3
2.2.1 Založení experimentu .....	3
2.2.2 Sběr dat .....	5
2.2.3 Vyhodnocení dat.....	6
3 Výsledky.....	9
4 Diskuze a závěr.....	15
4.1 Podmínky prostředí .....	15
4.2 Vliv managementu .....	16
4.3 Závěr.....	17
5 Použitá literatura.....	18

# 1 Úvod

## 1.1 Problematika

Populace poloparazitické rostliny kokrhle menšího v současné době ustupují z krajiny. To může být způsobeno změnou obhospodařování krajiny (jak změna režimu kosení, tak zvýšení úživnosti druhu zřejmě škodí). I kdyby došlo k zvětšení počtu příhodných stanovišť, není jisté, zda by se byl druh schopen na příhodná stanoviště vrátit – může být totiž omezen nedostatečnou šířitelností (*dispersal limitation*).

### 1.1.1 Kokrhel menší

Kokrhel menší (*Rhinanthus minor* L.) je bylina z čeledi *Orobanchaceae* (dříve *Scrophulariaceae*), 10 – 50 cm vysoká s 8 – 12 žlutými trubkovitými květy ve vrcholovém hroznu (SLAVÍK 2000, WESTBURY 2004).

Druh roste na loukách, pastvinách, lesních lemech a okrajích cest (SLAVÍK 2000). Jde o kořenového poloparazita, jehož hostitelé jsou často z čeledí *Poaceae*, *Fabaceae* aj. (GIBSON & WATKINSON 1989, SLAVÍK 2000). Semena vyžadují přibližně 3 měsíce dormance v chladu (TER BORG 2005). Semenná banka je považována za přechodnou, ačkoliv se výsledky různých studií liší (THOMPSON et al. 1997). Rostlina je jednoletá, což spolu s absencí vytrvalé semenné banky podmiňuje značnou závislost rostliny na každoroční úspěšné produkci semen (COULSON et al. 2001).

Druh se na celém území České republiky vyskoval hojně, vzácněji pouze v oblastech s nedostatkem vhodných stanovišť (SLAVÍK 2000). Na Lišovském prahu se druh v minulosti vyskytoval hojně (KUČEROVÁ 1974). Dnes však na území sledovaných lokalit a jejich okolí chybí.

Semena jsou plochá, okřídlená, střední velikosti ( $3 \times 4$  mm; 2,5 – 3 mg; BULLOCK et al. 2003), průměrná produkce semen byla odhadnuta na 92,9 semen na rostlinu (SD = 51,8; COULSON et al. 2001). Semena jsou přizpůsobena pro šíření větrem a některé studie potvrdily větší šíření ve směru převládajícího větru (COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003). Přesto je VAN HULST et al. (1987) považuje za příliš těžká pro tento způsob šíření. Samovolným šířením se semena dostanou na maximální vzdálenost 1,1 – 1,3 m ve směru převládajícího větru, 0,5 – 0,7 m v ostatních směrech, 83,5 % semen se nedostane dále než 0,3 m ve všech směrech dohromady (BULLOCK et al. 2003).

Šíření semen významně pomáhá sečení v době těsně po dozrání semen (COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003). Přesto se semena jen zřídka dostanou dále než 2 m od mateřské rostliny, nejdále 10,1 – 19,1 m ve směru kosení (COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003). Moderní zemědělské techniky však zahrnují dřívější seč, která znemožní úspěšnou produkci semen, čímž populaci ve velmi krátké době vyhubí (WESTBURY 2004).

Lze také předpokládat, že se mohou semena šířit i na větší vzdálenosti: díky svému plochému tvaru mohou pomocí adheze vody ulpět na zemědělských strojích (BULLOCK et al. 2003). Šíření semen endozoochorně (v trusu dobytka; COULSON et al. 2001) ani epizoochorně (na kopytech či srsti dobytka; podle BULLOCK et al. 2003) nebylo zjištěno.

### 1.1.2 Faktory omezující rozšíření druhů

Používání základních termínů k tomuto tématu se v literatuře rozchází. Zde používám anglické termíny tak, jak je definuje MÜNZBERGOVÁ (2004) podle různých zdrojů, česká terminologie není zažitá.

*Dispersal limitation* (omezená šířitelnost) je jev, kdy se rostlina na stanovišti nevyskytuje proto, že na něj není schopna domigrovat. Opačnou možností limitace je *habitat limitation* (omezení stanovištěm), kdy rostlina na stanovišti není schopna udržet životaschopnou populaci. Oba tyto pojmy se vztahují k větším měřítkům (k heterogennímu území s potenciální metapopulací alespoň částečně izolovaných dílčích populací). Pro menší měřítka (v rámci jednoho homogenního území obývaného dílčí populací sledovaného druhu) se používají pojmy *seed limitation* (omezení nedostatkem semen), což je analogie *dispersal limitation*, a *microsite limitation* (omezení mikrostanovištěm), což je analogie *habitat limitation*.

Výskyt těchto jevů u sledovaných rostlin je zkoumán pomocí vysévacích experimentů. Ty se rozlišují podle toho, zda jsou semena dosévána do míst s výskytem sledovaného druhu (pro důkaz *microsite* a *seed limitation*) nebo bez něj. Za důkaz *dispersal limitation* je považováno založení životaschopné populace po dosetí semen na místě, kde se druh nevyskytuje. Naopak není-li druh po dosetí schopen založit životaschopnou populaci, je to považováno za důkaz *habitat limitation* (TURNBULL et al. 2000, MÜNZBERGOVÁ 2004).

TURNBULL et al. (2000) shrnuje, že ve vysévacích experimentech s výsevem semen na místa bez výskytu sledovaného druhu se na 64% ploch objeví semenáčky, které se ale jen na 23% ploch dožijí dospělosti. Proto stanovit, že druh založil životaschopnou populaci, vyžaduje dlouhodobější pozorování.

Zjistíme-li, že druh je na daném místě schopen založit životaschopnou populaci, nemusí to znamenat, že se jedná o momentálně neobývané místo, které je součástí fungující metapopulace. To závisí na jeho propojení s obývanými místy v okolí (TURNBULL et al. 2000), které však v dnešní krajině často chybí (KIVINIEMI 2008).

Jednoznačný důkaz *dispersal limitation* je ale v praxi obtížný. Například COULSON et al. (2001) považuje za důkaz *dispersal limitation* u kopretiny obecné (*Leucanthemum vulgare*) to, že se šíří ještě hůře než kokrhel, ale lépe přežívá. Příčinou špatného šíření kopretiny je její pozdní produkce semen, a tedy snížení produkce semen kosením v dobu pro kopretinu nevhodnou, pro kokrhel však vyhovující (16. července).

## 1.2 Cíl práce

Cílem práce bylo zjistit, do kterých společenstev je kokrhel schopen invadovat, je-li doséván, a (v dalších letech) zda je v těchto společenstvech schopen přežívat. Na základě těchto výsledků chci potom usoudit, zda (a do jaké míry) je omezován *dispersal limitation*.

## 2 Metodika

### 2.1 První sezóna

Na podzim 2006 byla semena kokrhele původem z Bílých Karpat zasetá na 15 lokalit na Lišovském prahu. Na každé lokalitě byly vytyčeny 2 čtverce o hraně 2 metry, jejich vzájemná poloha byla různá. Do každého čtverce jsem vysel 1000 semen. Na jaře a v létě 2007 jsem zjistil počet kokrhelů v pokusných plochách a pořídil jsem fytoecologické snímky. Data však nebyla dostatečně kvalitní pro získání věrohodných výsledků.

Většina těchto lokalit byla kosena ve stejnou dobu, přibližně v týdnu od 30. května. V tu dobu byly kokrhele plně rozkvetlé, ale ještě neplodily. Z toho usuzuji, že takto založené populace do dalších let nepřežily (vzhledem k absenci semenné banky).

Přestože výsledky této sezóny nebyly hodnoceny, byly získány cenné zkušenosti využitě při výběru lokalit a sběru dat v sezóně následující.

### 2.2 Druhá sezóna

#### 2.2.1 Založení experimentu

Semena kokrhele použitá při vysévacích pokusech byla nasbírána v létě 2007 na třech různých místech původu: v Čertoryjích (Bílé Karpaty), Lenoře (Šumava) a Hejdlově (Blanský les). Na těchto místech se nacházejí velké stabilní populace kokrhele, sběr semen nemohl jejich existenci ohrozit.

V listopadu 2007 byla semena kokrhele zasetá do pokusných čtverců o hraně 1,5 m ( $2,25 \text{ m}^2$ ). Na každé z 26 lokalit (z toho 5 jich nakonec nebylo kvůli poničení hodnoceno) byly vytyčeny v řadě 3 čtverce, které se vzájemně jednou hranou dotýkaly. Čtverce byly formálně označeny popořadě písmeny a, b a c, ve čtverci a byly zaznamenány GPS souřadnice. Do každého čtverce bylo zaseto 500 semen (tedy hustota  $222 \text{ semen m}^{-2}$ ) a to tak, aby na každé lokalitě byla semena ze všech tří míst původu. Jejich pořadí bylo náhodné (Tabulka 1). Semena byla zasetá ve dnech 13. až 25. listopadu, tedy ještě včas na to, aby mohla projít dormancí.

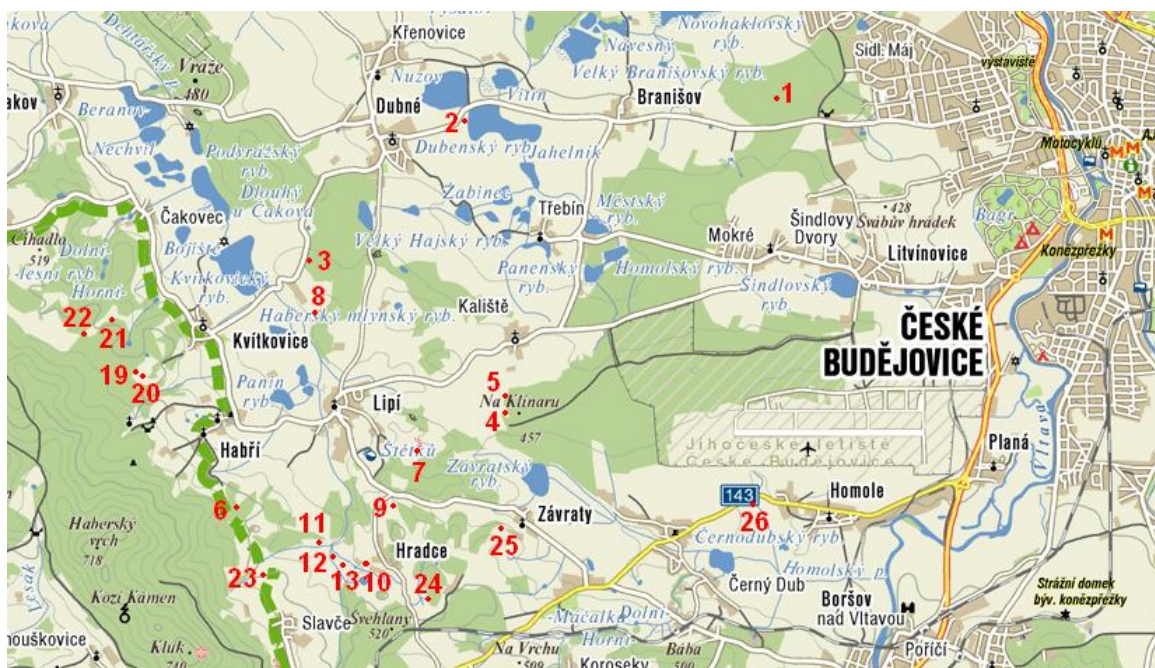
Čtverce byly označeny značkami v rozích. Značka sestávala z pívni zátky probité hřebíkem 60 mm. Obě části značky jsou železné a tedy dobře dohledatelné detektorem kovu. Není přitom nutné, aby značka vyčnívala nad povrch, proto v místech, kde by hrozilo zničení značek (např. na cestě), byly zatlučeny i několik cm pod zem. Toto značení se, na rozdíl od značení dřevěnými kolíčky v první sezóně, velmi osvědčilo.

Lokality byly vytyčeny v okolí Českých Budějovic (max. 12 km od centra města). Pět lokalit bylo vytyčeno na Lišovském prahu v blízkosti lokalit z první sezóny (14 – 18), tedy východně od Českých Budějovic v okolí obcí Ohrazení, Kaliště, Třebotovice a Dobrá Voda (Obrázek 1). Zbývající lokality (1 – 13 a 19 – 26) byly vytyčeny na západ od Českých Budějovic v okolí obcí Branišov, Dubné, Kvítkovice, Habří, Slavče, Hradce, Lipí, Kaliště u Lipí, Závraty a Homole (Obrázek 2).

Konkrétní místa pro vytyčení lokalit byla vybírána tak, aby co nejlépe odpovídala nárokům druhu. Při tom bylo využito zkušeností z první sezóny, a proto byla část lokalit vytyčena mimo kosené louky. Také byly lokality vybírány na rozlehlejších územích, aby byla větší pravděpodobnost, že pokud budou lokality koseny, nebude to všude ve stejnou dobu.



Obrázek 1: Mapa lokalit 14 – 18, měřítko: 1 : 41 500.



Obrázek 2: Mapa lokalit 1 – 13 a 19 – 26, měřítko: 1 : 87 500.



### 2.2.2 Sběr dat

Ve dnech 15. května až 2. června a 16. července (lokalita 9) 2008 jsem ve všech čtvercích sečetl všechny rostliny kokrhele. Na lokalitách sčítaných dříve byly rostliny teprve malé (od 2 cm) a ještě nekvetly, na lokalitách sčítaných později rostliny již odkvétaly a některé lokality byly nedlouho po sčítání pokoseny. Nebylo proto možné na všech lokalitách určit množství jedinců, kteří přežili, jako to dělala např. KIVINIEMI (2008). Také nelze říct, že mnou zjištěný počet odpovídá pouze počtu semenáčků nebo pouze počtu dospělých jedinců. Přestože mezi těmito počty může být i výrazný rozdíl (TURNBULL et al. 2000, WESTBURY et al. 2006), snažil jsem se sčítání provést v co nejkratší době, aby byly hodnoty porovnatelné (Tabulka 1). Lokalita 9 byla pokosena 15. května a považoval jsem ji nejprve za zničenou (na ostatních lokalitách byly již semenáčky). Nakonec jsem sčítání provedl 16. července.

Tabulka 1: GPS souřadnice lokalit, kombinace míst původu semen (L – Lenora, Č – Čertoryje, H – Hejdlov) ve čtvercích a, b a c, data setí semen, sčítání kokrhele, snímkování a měření dalších parametrů.

č. lok.	GPS souřadnice	původ a b c	setí (2007)	součet (2008)	snímek (2008)	parametry (2008)
1	N: 48°58,825' E: 14°25,269'	LČH	13. 11.	1. 6.	13. 7.	24. 7.
2	N: 48°58,749' E: 14°22,302'	ČLH	13. 11.	17. 5.	2. 5.	25. 7.
3	N: 48°57,869' E: 14°20,821'	HČL	13. 11.	1. 6.	13. 7.	25. 7.
4	N: 48°56,925' E: 14°22,719'	LHČ	14. 11.	17. 5.	26. 4.	27. 7.
5	N: 48°57,041' E: 14°22,732'	ČLH	14. 11.	2. 6.	17. 7.	27. 7.
6	N: 48°56,339' E: 14°20,215'	HLČ	15. 11.	1. 6.	16. 7.	26. 7.
7	N: 48°56,669' E: 14°21,965'	LHČ	15. 11.	2. 6.	8., 10. 5.	26. 7.
8	N: 48°57,527' E: 14°20,921'	ČHL	19. 11.	1. 6.	1. 5.	25. 7.
9	N: 48°56,371' E: 14°21,684'	HČL	19. 11.	16. 7.	16. 7.	26. 7.
10	N: 48°55,970' E: 14°21,412'	HLČ	19. 11.	15. 5.	15. 5.	27. 7.
11	N: 48°56,125' E: 14°21,018'	HČL	19. 11.	23. 5.	19. 7.	26. 7.
12	N: 48°56,099' E: 14°21,087'	ČHL	19. 11.	23. 5.	18. 7.	26. 7.
13	N: 48°55,999' E: 14°21,135'	HLČ	19. 11.	23. 5.	18. 7.	26. 7.
14	N: 48°57,968' E: 14°32,820'	LČH	20. 11.	16. 5.	3. 5.	24. 7.
15	N: 48°57,565' E: 14°32,910'	ČHL	20. 11.	16. 5.	3. 5.	24. 7.
16	N: 48°56,993' E: 14°34,772'	ČLH	22. 11.	–	–	–
17	N: 48°57,633' E: 14°35,129'	ČHL	22. 11.	16. 5.	11. 5.	24. 7.
18	N: 48°57,629' E: 14°35,198'	LČH	22. 11.	16. 5.	11. 5.	24. 7.
19	N: 48°57,147' E: 14°19,217'	LHČ	24. 11.	17. 5.	12. 7.	25. 7.
20	N: 48°57,127' E: 14°19,270'	HČL	24. 11.	17. 5.	10. 5.	25. 7.
21	N: 48°57,471' E: 14°19,019'	HLČ	24. 11.	17. 5.	10. 5.	25. 7.
22	N: 48°57,389' E: 14°18,715'	ČLH	24. 11.	17. 5.	12. 7.	25. 7.
23	N: 48°55,932' E: 14°20,510'	LHČ	25. 11.	1. 6.	14. 7.	26. 7.
24	N: 48°55,778' E: 14°22,010'	LČH	25. 11.	2. 6.	17. 7.	27. 7.
25	N: 48°56,226' E: 14°22,667'	HČL	25. 11.	23. 5.	27. 4.	27. 7.
26	N: 48°56,418' E: 14°25,073'	ČHL	25. 11.	–	–	–

Ve dnech 26. dubna až 15. května a 12. až 19. července 2008 (Tabulka 1) jsem ve všech čtvercích provedl fytoocenologické snímky. Zaznamenával jsem pokryvnost druhů pomocí Braun-Blanquetovy stupnice a dále vždy pro celou lokalitu následující parametry: celková pokryvnost (v procentech), pokryvnost jednotlivých pater (v procentech), množství opadu (výška v cm), zastínění (kategorie: 0 – žádné zastínění odpovídá otevřené louce, 4 – úplné zastínění, odpovídá podrostu světlého dubového remízku nebo jižnímu okraji louky vedle hustého lesa), sklon svahu (ve stupních) a orientace svahu (ve stupních). Tyto charakteristiky jsem měřil dodatečně ve dnech 24. až 27. července 2008 (Tabulka 1). Z mapy jsem dodatečně odečetl nadmořskou výšku.

Sklonoměr jsem sestavil z 90 cm dlouhé latě, k jejímuž jednomu konci jsem připevnil vodováhu. Lat' jsem na lokalitě umístil koncem s vodováhou ve směru největšího klesání. Konec latě bez vodováhy se dotýkal země, druhý konec jsem pomocí vodováhy vyrovnal do vodorovné polohy a pomocí svinovacího metru změřil jeho výšku nad povrchem. Tuto výšku jsem za znalosti délky latě přepočtl pomocí základních goniometrických funkcí na hodnotu sklonu svahu ve stupních.

### 2.2.3 Vyhodnocení dat

#### 2.2.3.1 Výpočet některých proměnných

Za odpověď druhu jsem považoval počet rostlin kokrhele ve čtverci (RhMinNum), který jsem logaritmicky transformoval (RhMinLog; Tabulka 2), aby byl lépe splněn požadavek normálního rozdělení a homogenity variance v analýzách. Protože některé proměnné byly měřeny pro celou lokalitu společně, byla zavedena proměnná, která je logaritmickou transformací součtu počtů kokrhelů ve všech třech čtvercích na lokalitě (RMTotLog; Tabulka 2).

Orientace svahu nemůže být pro svou cirkulární povahu použita sama o sobě. Spočtením odchylky orientace svahu od severu lze získat hodnoty „přeložené“ orientace dosahující maxima 180° na jižním svahu (ZELENÝ & CHYTRÝ 2007). Přestože slunce vrcholí na jihu, teplota půdy dosáhne maxima později, proto se nejvyšší *heat load* projevuje na JJZ až JZ svazích. Proto jsem OrienJJV spočetl jako odchylku od 22,5° (SSV) s maximem na JJZ (podle ZELENÝ & CHYTRÝ 2007; Tabulka 2).

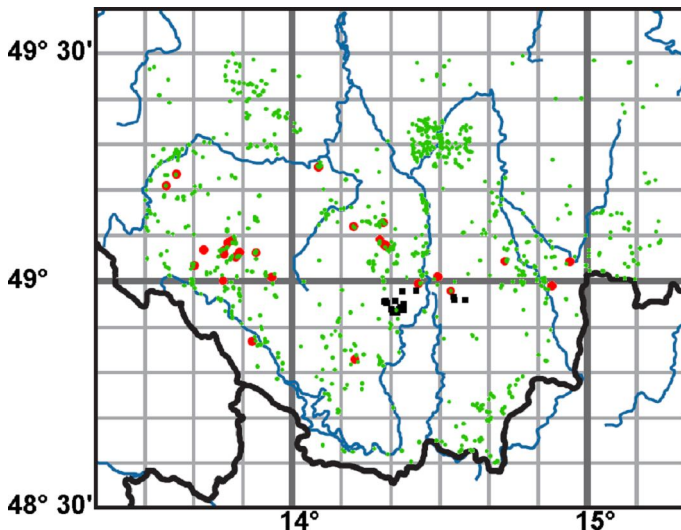
Ze sklonu a symetrické pootočené orientace svahu jsem spočetl *heat load* (tepelná zátěž, Tabulka 2 podle MCCUNE & KEON 2002). Veličina velmi přesně vyjadřuje příkon slunečního záření na plochu definovanou sklonem a orientací svahu, nezohledňuje však případné zastínění.

Hodnoty zastínění jsem přepočtl na podíl dopadajícího záření: zastínění 0 odpovídá podílu dopadajícího záření 1, zastínění 4 odpovídá podílu dopadajícího záření 0,2. Hodnotu 0,2 (tzn. 20% dopadajícího záření) jsem stanovil podle WALTER (1970) jako podíl denního světla dopadajícího na podrost staré světlé doubravy. Těmito hodnotami jsem vynásobil hodnoty *heat load*, čímž jsem získal hodnoty, vyjadřující skutečné množství tepla dodaného na lokalitu. Tyto hodnoty jsem použil v analýzách jako proměnnou označenou SkutOsv (Tabulka 2).

Tabulka 2: Zkratky použitých veličin a související vzorce. Veličiny jsou řazeny podle pořadí v textu, čarou jsou odděleny spočtené proměnné, tučně jsou zvýrazněny proměnné použité v analýzách.

Veličiny:	
<b>RhMinNum</b>	počet kokrhelů nalezených ve čtverci
<b>PokCelk</b>	celková pokryvnost
<b>PokE0</b>	pokryvnost mechového patra
<b>PokE1</b>	pokryvnost bylinného patra
<b>PokE3</b>	pokryvnost stromového patra
<b>Opad</b>	výška opadu
<b>Zastin</b>	zastínění na odhadové stupnici od 0 (žádné) do 4 (nejvyšší zastínění)
<b>Sklon</b>	sklon svahu
<b>A</b>	( <i>aspect</i> ) orientace svahu
<b>NadmVys</b>	nadmožská výška
<b>L</b>	( <i>latitude</i> ) zeměpisná šířka
<b>RhMinLog</b>	zlogaritmovaný počet kokrhelů nalezených ve čtverci
<b>RMTotLog</b>	zlogaritmovaný součet počtů kokrhelů ve čtvercích na jedné lokalitě
<b>OrienJJV</b>	přeložená orientace svahu s posunutým maximem na JJV
<b>HeatLoad</b>	<i>heat load</i> (tepelná zátěž)
<b>DZ</b>	dopadající záření
<b>SkutOsv</b>	skutečný osvit
<b>EIIIF</b>	průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro vlhkost
<b>EIIIR</b>	průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro pH
<b>EIIIN</b>	průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro živiny
<b>Beals</b>	Bealsův index
<b>CA1</b>	pozice snímků na první ordinační ose
<b>CA2</b>	pozice snímků na druhé ordinační ose
Vzorce:	
<b>RhMinLog</b>	$= \log_{10} (\text{RhMinNum} + 1)$
<b>RMTotLog<sub>i</sub></b>	$= \log_{10} (\sum_j \text{RhMinNum}_{ij} + 1)$ ; <i>i</i> – lokalita, <i>j</i> – čtverec
<b>OrienJJV</b>	$=  180 -  A - (180 + 22,5)  $
<b>HeatLoad</b>	$= \exp(-1,236 + 1,350 \times \cos(L) \times \cos(\text{Sklon}) - 1,376 \times \cos(\text{OrienJJV}) \times \sin(\text{Sklon}) \times \sin(L) - 0,331 \times \sin(L) \times \sin(\text{Sklon}) + 0,375 \times \sin(\text{OrienJJV}) \times \sin(\text{Sklon}))$ bez pootočení přeložené orientace by vzorec počítal hodnotu v $MJ\ cm^{-2}\ rok^{-1}$ , otočením však jednotky ztrácí smysl
<b>DZ</b>	$= 1 - 0,2 * \text{Zastin}$
<b>SkutOsv</b>	$= \text{HeatLoad} * \text{DZ}$
<b>Beals (p<sub>ij</sub>)</b>	$= (1 / S_i) \sum_k N_{jk} / N_k$ <i>p<sub>i</sub></i> pravděpodobnost nalezení druhu <i>j</i> ve snímku <i>i</i> <i>S<sub>i</sub></i> počet druhů ve snímku <i>i</i> (bez sledovaného druhu) <i>N<sub>jk</sub></i> počet společných výskytů druhu <i>j</i> a <i>k</i> , <i>j</i> ≠ <i>k</i> ve zdrojové databázi <i>N<sub>k</sub></i> počet výskytů druhu <i>k</i> ve zdrojové databázi

Z druhových dat jsem spočetl průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro jednotlivé čtverce (druhy nebyly váženy pokryvností; ELLENBERG et al. 1992, SCHAFFERS & SÝKORA 2000). Z dalších analýz jsem vyřadil indikační hodnoty s rozsahem menším než 1,5 a mezikvartilovým rozpětím menším než 0,5 Ellenbergovy jednotky, tedy světlo, teplotu a kontinentalitu. Výpočet jsem provedl programem JUICE (TICHÝ 2002).



Obrázek 3: Pozice snímků z Národní fytoocenologické databáze s výskytem kokrhle (červené body) a bez něj (zelené body) a pozice snímků 2. sezóny této práce (černé body).

vybrány snímky z širšího okolí pokusných ploch (13° 30' – 15° 15' v. d., 48° 30' – 49° 30' s. s., tedy přibližně území jižních Čech; Obrázek 3), které patří k fytoocenologickým jednotkám *Molinio-Arrhenatheretea*, *Brometalia*, *Trifolio-Geranietaea* a *Violion caninae*. Výpočet byl proveden programem JUICE (TICHÝ 2002).

Bealsův index může být náchylný na strukturu dat v databázi. Z použitých 1249 snímků se kokrhel vyskytoval pouze ve 30 (Obrázek 3), z toho 22 údajů pochází z let 1956 – 1965, 8 je mladších nebo nedatovaných. To může hodnoty indexu vážně zkreslit.

### 2.2.3.2 Vlastní analýzy

Prvním dílčím cílem bylo zjistit, podle jakých gradientů prostředí se mění společenstva, do kterých jsem kokrhel vyséval, a poté jsem zjišťoval, jak jsou charakteristiky společenstva korelovány s úspěšností výsevu.

Fytoocenologické snímky spolu s výše popsányi proměnnými jsem použil pro výpočet korespondenční analýzy (CA) a kanonické korespondenční analýzy (CCA). Body jednotlivých čtverců byly v ordinačních diagramech pro přehlednost nahrazeny centroidem pro lokalitu (Obrázek 7f).

Protože jsem snímky prováděl v různou dobu, otestoval jsem vliv času na druhové složení (respektive na zkreslení druhového složení zaznamenaného ve fytoocenologickém snímku). Snímky jsem rozdělil do dvou skupin podle toho, zda byly prováděny v dubnu až květnu nebo v červenci. Vliv času, testovaný CCA, nemá na složení společenstva průkazný vliv ( $F = 2,158$ ;  $p = 0,772$ ), proto tato proměnná nebyla nadále zohledněna (např. použita jako kovariáta).

Z druhových dat a externí databáze snímků jsem spočetl Bealsův index. Index vychází z předpokladu, že výskyt druhů ve společenstvu je často korelován, a vyjadřuje pravděpodobnost výskytu druhu ve snímku. Výpočet je založen na porovnávání společného výskytu druhu s ostatními druhy ve srovnávací databázi (Tabulka 2; podle MÜNZZBERGOVÁ & HERBEN 2004). Jako srovnávací databázi jsem použil snímky z České národní fytoocenologické databáze (CHYTRÝ & RAFAJOVÁ 2003), z níž byly

Proměnné v CCA jsem vybíral metodou postupného výběru (užil jsem *forward selection*). Přitom jsem pomíjel proměnné odvozené ze složení společenstva: pokryvnosti pater, Bealsův index a Ellenbergovy indikační hodnoty.

Kromě standardních gradientových analýz jsem provedl reverzní přímou gradientovou analýzu s množstvím kokrhele jako jedinou vysvětlující proměnnou. Výsledkem je seznam druhů pozitivně a negativně korelovaných s množstvím kokrhele.

Rozdíly v počtu kokrhelů podle míst původu jsem testoval analýzou variance (ANOVA) s lokalitou jako blokem. Rozdíly v reakci kokrhele na podmínky prostředí podle místa původu jsem testoval analýzou kovariance (ANCOVA). Případná rozdílnost reakce by se projevila průkaznou interakcí původu semen a prvních dvou os CA.

Vliv všech naměřených, odhadnutých a spočtených proměnných na počet kokrhelů jsem testoval samostatnými regresemi. Pokud má každý čtverec vlastní hodnotu parametru, použil jsem jako odpověď proměnnou RhMinLog. Pro parametry měřené pro celou lokalitu najednou jsem použil jako odpověď proměnnou RMTotLog.

K bližšímu objasnění vztahu některých proměnných jsem vytvořil několik ordinačních diagramů CA s vynesemím kontur vyhlazovací metody Loess a trojrozměrný graf závislosti vlhkosti, úživnosti a počtu kokrhelů (kontury Loess pro RhMinLog).

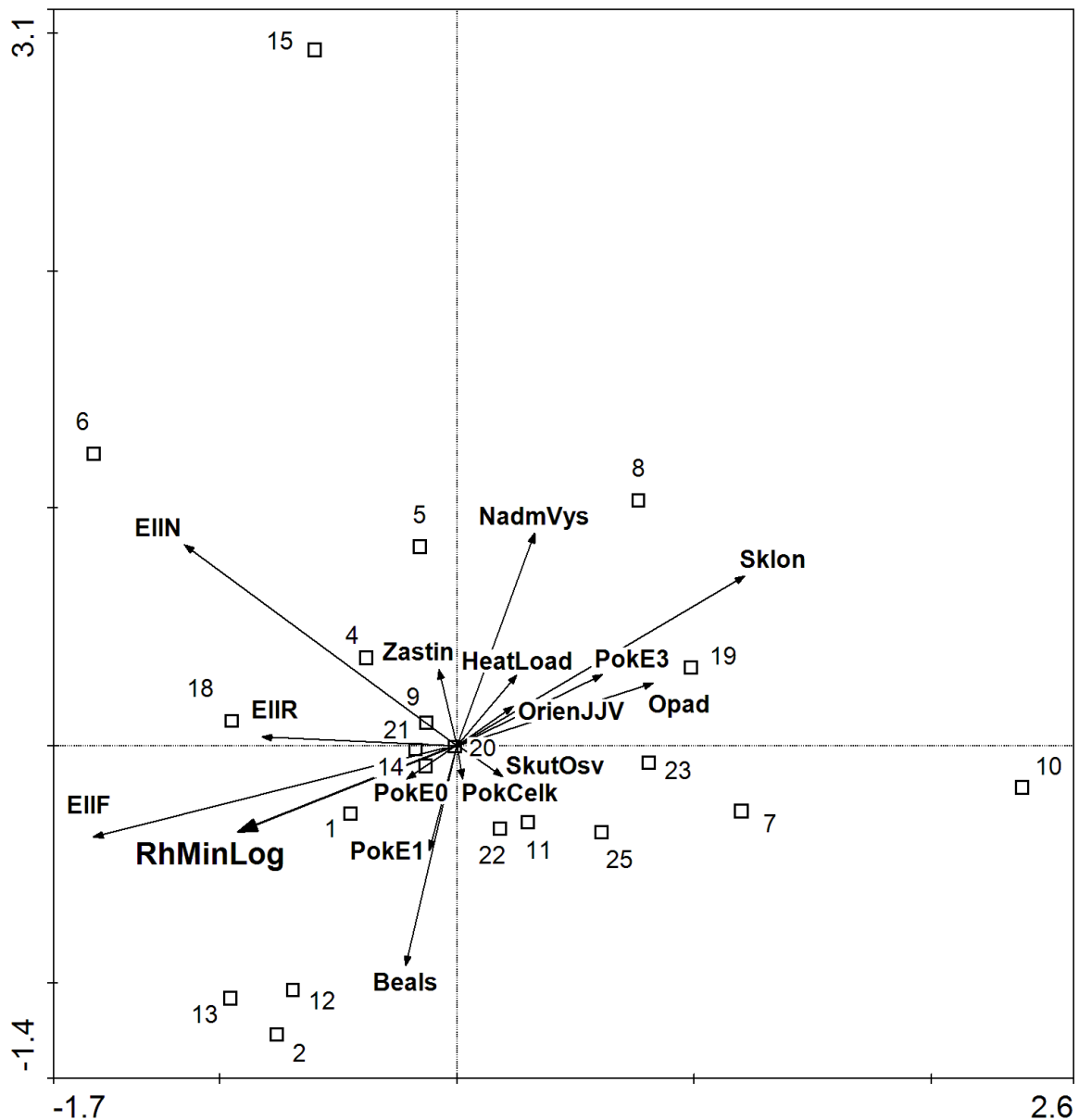
Výpočty jsem provedl pomocí programu CANOCO for Windows (mnohorozměrné metody; TER BRAAK & ŠMILAUER 2002) a programu STATISTICA (jednorozměrné metody; STATSOFT, INC. 2008).

### **3 Výsledky**

Různorodost druhového složení odpovídá základním gradientům prostředí (Obrázek 4), z nichž průkazný vliv mají sklon svahu a skutečný osvit (Obrázek 5). Nutno však připomenout, že v CCA jsem nepoužil všechny proměnné.

Počet kokrhelů je podle druhového složení výrazně pozitivně korelovan s vlhkostí, mírně pozitivně i s pH, živinami a Bealsovým indexem. Výrazně negativně je korelovan se sklonem svahu, mírně negativně i s množstvím opadu, pokryvností stromového patra a *heat load* (tyto čtyři proměnné jsou navzájem korelovány) a případně i s nadmořskou výškou a skutečným osvitem. Se zastíněním není počet kokrhelů korelovan vůbec (Obrázek 4 a 5). Vzájemné korelace některých proměnných upřesňují diagramy CA s konturami Loess (Obrázek 7a – 7e).

V druhových datech lze nalézt průkazný trend ve složení společenstva, korelovaný s trendem vzrůstajícího počtu kokrhele ( $F = 2,932$ ;  $p = 0,010$ ; reverzní CCA, první osa vysvětluje 4,6% variability; Tabulka 3) a i korelace počtu kokrhelů s první osou CA je průkazná (Tabulka 4).



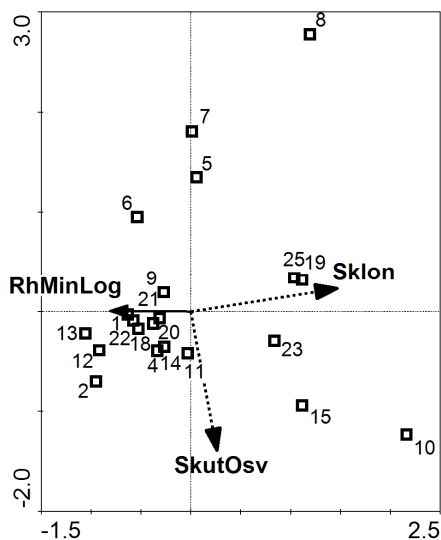
Obrázek 4: Ordinační diagram CA. První dvě osy vysvětlují 15,0 % variability (první osa 7,6 %). Body jsou označeny lokality, šipkami proměnné prostředí, průměrné Ellenbergovy hodnoty, a Bealsův index.

V počtu kokrhelů je průkazný rozdíl mezi místy původu semen ( $F_{2; 40} = 6,68$   $p = 0,003$ ). V nejvyšších počtech byl nalezen kokrhel z Lenory, v nejnižších z Čertoryj (Obrázek 6).

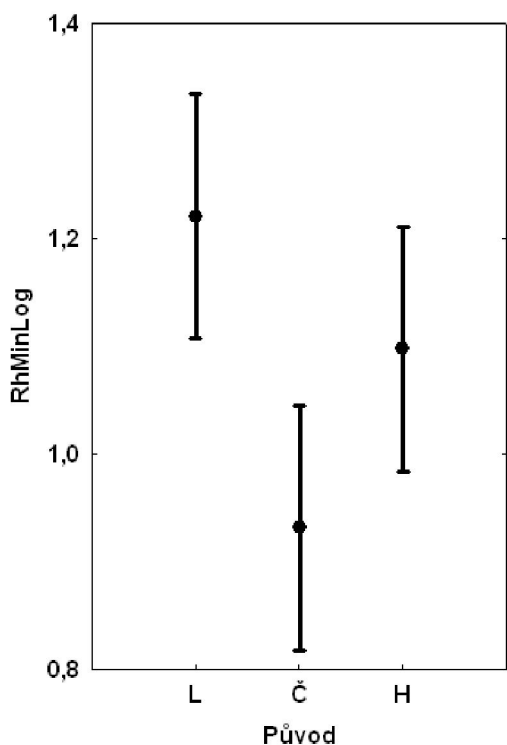
Interakce místa původu semen s 1. i 2. osou CA je vysoce neprůkazná (CA1:  $F_2 = 0,83$ ;  $p = 0,44$ ; CA2:  $F_2 = 0,18$ ;  $p = 0,84$ ), což ukazuje, že semena z různých míst původu reagují na druhové složení (a potažmo na podmínky prostředí) stejně.

Množství kokrhele je průkazně pozitivně korelováno s vlhkostí, pokryvností mechového patra a Bealsovým indexem. Průkazně negativně je korelováno s množstvím opadu a pokryvností stromového patra (Tabulka 4).

Počet kokrhelů je s Bealsovým indexem průkazně pozitivně korelován (Tabulka 4, Obrázek 8). Poloha maxima v ordinačním diagramu CA pro Bealsův index a pro počet kokrhelů je téměř shodná, také při vyšší úživnosti kontury Bealsova indexu prudce klesají (Obrázek 7a a



Obrázek 5: Ordinační diagram CCA s proměnnými prostředí vybranými forward selection, RhMinLog je promítnut pasivně. Body vyznačují lokality. První dvě osy vysvětlují 10,7 % variability (první osa 5,9 %).



Obrázek 6: Závislost počtu kokrhelů (RhMinLog) na původu semen (L – Lenora, Č – Čertoryje, H – Hejdlov). Úsečky znázorňují 95 % konfidenční interval.

7b). Při nižší úživnosti kontury prudce klesají přibližně ve směru stoupajícího množství opadu (Obrázek 7e). Tuto korelaci však považují za slabou z důvodu relativně nízké vysvětlené variability. To může být vysvětleno jak vlastním chováním kokrhele, tak malým zastoupením kokrhele ve srovnávací databázi.

Za povšimnutí stojí neprůkazná, ale překvapivě pozitivní lineární korelace počtu kokrhelů s množstvím živin (Tabulka 4, Obrázek 4). Konturové diagramy ukazují, že s přibývajícemi živinami kokrhele přibývá přibližně do hodnoty ELLN = 5 a poté naopak prudce ubývá (Obrázek 7a a 7c). Také průkazná kvadratická regrese odhalila optimum v hodnotě ELLN = 5,04 (celý model:  $R^2 = 0,279$ ;  $F_{2,60} = 11,61$ ;  $p < 0,001$ ; kvadratický člen:  $F_{1,60} = 20,6$ ;  $p < 0,001$ ; graf není zobrazen). Toto však vzhledem k průkazné pozitivní korelaci živin s vlhkostí na mých plochách ( $r = 0,50$ ;  $n = 63$ ;  $p < 0,001$ ; Obrázek 9, regresní přímka není vynesena) může být zavádějící.

Jasno v problému by mohlo udělat vynesení kontur Loess podle RhMinLog do souřadného systému definovaného Ellenbergovými hodnotami pro úživnost a vlhkost (Obrázek 9). V oblasti pokryté daty: (1) při konstantním množství živin kokrhele s rostoucí vlhkostí přibývá, což odpovídá průkazné pozitivní korelaci množství kokrhele s vlhkostí; (2) při konstantních hodnotách vlhkosti do 4,5 se množství kokrhele s živinami nemění a je nízké; (3) při konstantních hodnotách vlhkosti nad 4,5 s rostoucí úživností kokrhele ubývá; (4) hodnota úživnosti, od které kokrhele ubývá, roste s rostoucí vlhkostí. Malé množství kokrhele při nízkých hodnotách úživnosti by mohlo být tedy způsobeno nízkou vlhkostí na

těchto plochách. Zvyšující se úživnost kokrheli obecně škodí, ale při vyšší vlhkosti je k ní do určité míry tolerantní. Tyto výsledky je ale třeba hodnotit opatrně, protože oblast závislosti živin a úživnosti je pokryta daty značně nerovnoměrně.

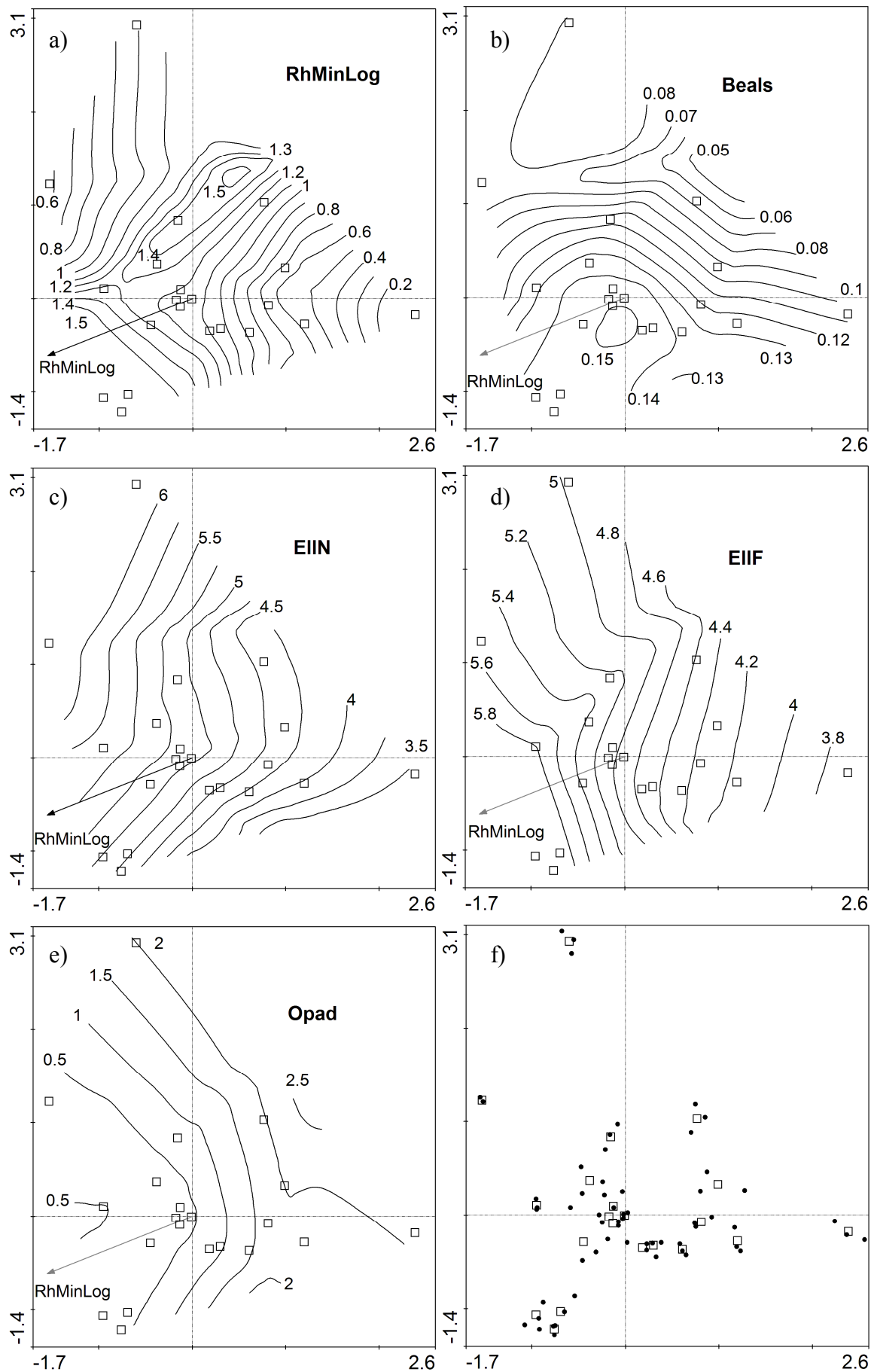
Tabulka 3: 20 pozitivně a 20 negativně korelovaných druhů s množstvím kokrhele (RhMinLog) nejlépe korelovaných s 1. ordinační osou CCA. Druhy jsou řazeny podle klesající absolutní hodnoty pozice na 1. ordinační ose.

Pozitivně korelované druhy	Negativně korelované druhy
<i>Scirpus sylvaticus</i>	<i>Arenaria serpyllifolia</i>
<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Cerastium glutinosum</i>
<i>Equisetum sp.</i>	<i>Quercus rubra</i>
<i>Angelica sylvestris</i>	<i>Hieracium pilosella</i>
<i>Betonica officinalis</i>	<i>Thymus sp.</i>
<i>Ranunculus nemorosus</i>	<i>Festuca brevipila</i>
<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>
<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Alchemilla sp.</i>	<i>Geranium pusillum</i>
<i>Ranunculus acris</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>Cardamine pratensis</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Myosotis palustris</i>	<i>Viola arvensis</i>
<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Ranunculus auricomus</i>	<i>Lolium perenne</i>
<i>Carex hirta</i>	<i>Knautia arvensis</i>
<i>Rumex acetosa</i>	<i>Plantago major</i>
<i>Juncus effusus</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>
<i>Carex sp.</i>	<i>Vicia angustifolia</i>
<i>Ranunculus repens</i>	<i>Luzula campestris</i>
<i>Holcus lanatus</i>	<i>Poa pratensis</i>

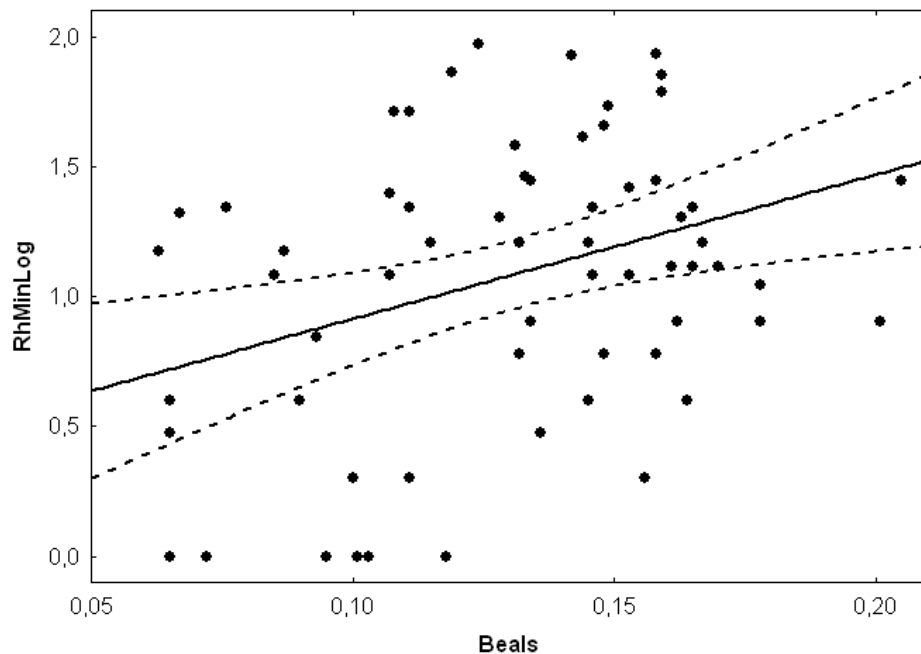
Tabulka 4: Korelace počtu kokrhelů se sledovanými proměnnými. Normálním řezem písma jsou zapsány případy korelací pro jednotlivé čtverce (RhMinLog;  $n = 63$ ), kurzívou pak korelace vždy pro tři čtverce na lokalitě dohromady (RMTotLog;  $n = 21$ ). Data jsou řazena podle korelačního koeficientu, průkazné korelace jsou označeny tučně.

	r	p
<b>Opad</b>	<b>-0.53</b>	<b>0.013</b>
<b>PokE3</b>	<b>-0.46</b>	<b>0.035</b>
<b>CA1</b>	<b>-0.44</b>	<b>&lt;0.001</b>
<i>NadmVys</i>	-0.41	0.065
<i>Sklon</i>	-0.40	0.075
<i>HeatLoad</i>	-0.30	0.193
CA2	-0.20	0.123
<i>Zastin</i>	-0.16	0.480
<i>OrienJJV</i>	-0.09	0.712
<i>SkutOsv</i>	0.05	0.821
<i>PokE1</i>	0.11	0.637
EIIR	0.12	0.333
EIIN	0.18	0.166
<i>PokCelk</i>	0.23	0.320
<b>Beals</b>	<b>0.35</b>	<b>0.005</b>
<b>PokE0</b>	<b>0.44</b>	<b>0.046</b>
<b>EIIF</b>	<b>0.58</b>	<b>&lt;0.001</b>

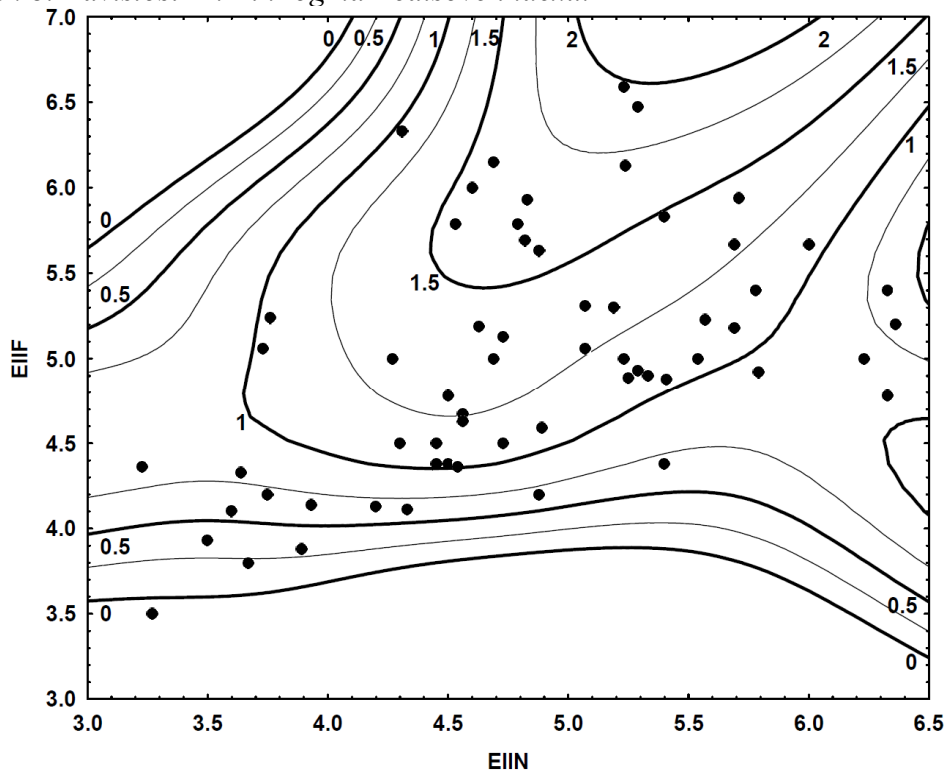




Obrázek 7: Ordinační diagramy CA (tentýž ordinační prostor jako Obrázek 4). Kontury Loess podle proměnných uvedených v jednotlivých diagramech (a – e) a vzájemná pozice pokusných ploch (body) a centroidů lokalit (čtverce) (f).



Obrázek 8: Závislost  $RhMinLog$  na Bealově indexu.



Obrázek 9: Závislost počtu kokrhelů ( $RhMinLog$ , kontury Loess) na průměrné Ellenbergově indikační hodnotě pro živiny (EIIIN) a vlhkost (EIIIF).

## 4 Diskuze a závěr

### 4.1 Podmínky prostředí

Úspěšnost uchycení kokrhele lze předpovědět z druhového složení a proměnných prostředí. Ve studovaném území byla zjištěna společenstva, ve kterých je kokrhel schopen vyklíčit v hojném počtu, a to na rovinatých loukách s malým množstvím opadu a vyšší vlhkostí (často v blízkosti potoka či rybníka). Charakteristické druhy pro tyto lokality ukazuje Tabulka 3 jako druhy pozitivně korelované s množstvím kokrhele.

Výrazná pozitivní korelace počtu kokrhelů s vlhkostí může být na první pohled překvapivá, protože se druh v přírodě nijak výrazně vlhkomilně nechová (Ellenbergova hodnota pro vlhkost: 4). AMELOOT et al. (2006) zjistil, že blízcě příbuzný kokrhel větší (*Rhinanthus major* zmiňovaný pod synonymem *Rhinanthus angustifolius*), s prakticky stejným životním cyklem a podobnými ekologickými nároky, je velmi náchylný k jarnímu suchu, které může způsobit výrazný propad až zánik jeho populace. Lze proto předpokládat, že i klíčení kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*) a přežívání jeho semenáčků je skutečně závislé na vlhkosti.

Pozorovaná negativní reakce kokrhele na množství opadu se shoduje s manipulativními experimenty v literatuře. Uchycení semenáčků kokrhele je podpořeno vyhrabáváním opadu a narušování obecně je považováno za prospěšné (VAN HULST et al. 1987, WESTBURY et al. 2006, KIVINIEMI 2008). Naopak úplné odstranění vegetace na holou půdu uchycení semenáčků kokrhele snižuje, což je vysvětlováno vysycháním v důsledku změny mikroklimatu (podle WESTBURY et al. 2006). Toto zjištění také ukazuje na náchylnost semenáčků kokrhele k vysychání.

Druhu škodí zvýšení úživnosti stanovišť (SMITH et al. 1996, SMITH et al. 2002, WESTBURY 2004). Po bližším prověření vztahu úživnosti a vlhkosti se zdá, že zvýšení úživnosti kokrheli škodí, ale při vyšší vlhkosti je k němu do určité míry tolerantní. Data však nepokrývají dostatečný rozsah těchto proměnných pro to, aby mohl být tento vztah s dostatečnou jistotou objasněn (Obrázek 9).

Literatura často diskutuje reakci kokrhele na hustotu vegetace. AMELOOT et al. (2006) uvádí, že kokrhel větší je na stanoviště schopen invadovat až po té, co biomasa klesne pod 600 g sušiny m<sup>-2</sup>. VAN HULST et al. (1987) uvádí jako optimální hustotu vegetace přibližně 50 – 250 g m<sup>-2</sup>, kdy je růstová rychlost kokrhele  $\lambda > 1$ . Mé výsledky se s těmito těžko porovnávají, protože jsem odhadoval pouze pokryvnost bylinného patra v procentech a to často i v době po pokosení lokality.

Bealsův index je jediná proměnná v této práci, která by měla zohledňovat nejen klíčení, ale i schopnost dalšího přežití na lokalitě. Počet kokrhelů je s Bealsovým indexem korelován jen slabě (Tabulka 4, Obrázek 8). To může být způsobeno tím, že na klíčení kokrhele mají vliv jiné

faktory než na jeho další přežívání. To by nebylo nijak překvapivé, protože se obecně předpokládá, že na klíčení semen mají vliv především základní abiotické faktory jako např. vodní režim, zatímco na přežívání dospělců mají vliv více komplexní faktory, které lze vyčíst z druhového složení (MÜNZZBERGOVÁ 2004). Pro malé zastoupení kokrhely ve srovnávací databázi bych se však raději zdržel interpretace této proměnné.

## 4.2 Vliv managementu

Množství opadu, množství narušení, hustota vegetace i úživnost mohou být vhodným managementem trvale udržovány na optimálních hodnotách (VAN HULST et al. 1987, KIVINIEMI 2008). A jak upuštění od managementu, tak jeho intenzifikace kokrheli škodí.

Po upuštění od kosení kokrhely rychle ubývá (KIVINIEMI 2008, LINDBORG et al. 2005) v důsledku stoupající hustoty biomasy, a následného hromadění opadu bez narušování (VAN HULST et al. 1987). Upuštěním od kosení navíc kokrhel přichází o možnost využít sekací techniku ke svému šíření (COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003).

Intenzifikace přinesla kromě zvýšení úživnosti v důsledku hnojení také změnu režimu kosení. Vývoj sekací techniky od ručního kosení přes prstové sekačky k bubnovým umožnil zrychlit celou seč. To umožnilo posekat všechny louky najednou, a to častěji než jednou či dvakrát ročně. Plošné soustředění seče do poměrně krátkého období a zcelování pozemků významně narušilo původní mozaikovitost a časovou i prostorovou nepravidelnost krajiny. To znemožnilo organismům, kterým seč v některou konkrétní dobu nevyhovuje, přežívání alespoň mozaikovitě na místech, kam se zemědělec v daném roce dostal jindy (osobní sdělení: Grulich V. 2008, Hrouda L. 2008, Sádlo J. 2008, Somol V. 2009).

SMITH et al. (1996) prováděl experiment s termíny seče 14. června, 21. července a 3. září. Kokrhel produkuje semena až po prvním z těchto termínů. Průměrná pokryvnost kokrhely v pokusných plochách byla 0,2%, 3,8% a 5,7%. Zde kokrhel doplácí na své, mezi rostlinami výjimečné vlastnosti – jednoletost v kombinaci s absencí vytrvalých klidových stádií a nízkou schopností šíření (VAN HULST et al. 1987) – kdy se při seči v nevhodnou dobu velmi rychle vyčerpá semenná banka a dojde k zániku populace (SMITH et al. 1996, SMITH et al. 2002). To se týká všech organismů s podobnými vlastnostmi, tedy nejen kokrhely, ale i mnoha druhů hmyzu, zejména motýlů aj. (osobní sdělení: Konvička M. 2008).

COULSON et al. (2001) řeší mj. načasování seče v Británii. Zemědělcům jsou poskytovány finanční příspěvky za hospodaření šetrnější k životnímu prostředí. Jednou z podmínek pro získání příspěvku v jedné z kategorií (tradiční získávání sena) je provedení seče až po 10. červenci. I to však považují autoři za příliš časnou seč, která vyhovuje jen malému množství druhů (mj. kokrheli ano). V České republice existuje podobný systém zemědělských

dotací, který v některých případech také vyžaduje příliš časný termín kosení (osobní sdělení: Konvička M. 2008).

Přestože některé druhy jsou schopné vykvést i po seči, snižuje se jejich produkce semen i vzdálenost šíření, která je sečí ve vhodnou dobu významně podpořena (COULSON et al. 2001). Během této práce se ukázalo, že kokrhel je opravdu po seči okolo 15. května (lokality 9 a 20) ještě schopen vykvést, po pozdější seči již nikoliv.

V praxi je ale třeba brát v úvahu, že kosení v dobu, která vyhovuje kokrheli, nemusí vyhovovat jiným druhům. A nakonec i samotnému kokrheli by se pozdější doba kosení mohla stát osudnou, protože by ve společenstvu mohly převládnout konkurenčně silnější druhy, dosud časným kosením potlačované, a konkurenčně slabý kokrhel vytlačit. K posunu v kompetičních vztazích může dojít nejen po změně režimu kosení, ale i po samotném vysetí kokrhele. Ten je díky parazitismu schopen potlačit některé své konkurenty a tím si sám sníží hustotu vegetace. Po určité době ale ve společenstvu převládnu druhy, které nejsou kokrhelem napadány a také je mohou vytlačit (podle WESTBURY et al. 2006).

Tyto úvahy, s přihlédnutím k jednoletosti rostliny, naznačují výrazné výkyvy v populační dynamice a také potřebu funkční metapopulace, která by tyto výkyvy vstřebávala. V dnešní krajině s příliš izolovanými fragmenty (KIVINIEMI 2008) není ale často tato potřeba naplňována, což umocňuje rychlost ubývání některých druhů.

Veškeré vlastní výsledky uváděné v této podkapitole jsou pouze vedlejší neměřená pozorování, na která nebyl experiment připraven. Této problematice bych se chtěl věnovat v navazující magisterské práci, protože může mít široké praktické uplatnění v ochraně přírody.

### 4.3 Závěr

Přestože byla nalezena společenstva, ve kterých kokrhel hojně klíčí, nemusí to znamenat schopnost založit životaschopnou populaci. Ta je totiž, vzhledem k jednoletosti rostliny a absenci vytrvalé semenné banky, závislá na každoroční úspěšné produkci semen (WESTBURY 2004). Ověřit tuto podmínku ale vyžaduje víceletý pokus (TURNBULL et al. 2000). Dle mého názoru a pozorování při pohybu ve studovaném území však na většině z těchto lokalit kokrhel pravděpodobně není vlivem člověka schopen založit životaschopnou populaci. Na lokalitách s hojným klíčením kokrhele byla provedena seč v době, kdy kokrhel právě kvetl.

Přijmeme-li definici *dispersal limitation* podle MÜNZZBERGOVÁ (2004), potom je kokrhel spíše omezován *habitat limitation* než *dispersal limitation*, protože na stanovišti není schopen založit životaschopnou populaci. Ze stanovištních podmínek mu škodí zejména nevhodná doba kosení, nebo naopak nekosení.

Avšak podle COULSON et al. (2001) může nevhodná doba kosení být příčinou pro nízkou produkci semen a špatné šíření druhu, a tím způsobovat *dispersal limitation*. Jedna z podmínek

*dispersal limitation* v tomto pojetí je ale také dobré přežívání druhu. To se v mém případě nedělo, nevhodná doba kosení spolu s charakteristickým životním cyklem kokrhele způsobily jeho úhyn.

Proto na otázku, zda je poloparazitický druh *Rhinanthus minor* omezován *dispersal limitation*, odpovídám, že se mi tuto limitaci nepodařilo prokázat: i když byla nalezena společenstva, ve kterých je druh schopen se uchytit, není v nich pravděpodobně schopen přežít. Ověřit přežívání druhu vyžaduje dlouhodobé sledování přesahující možnosti této práce.

## **5 Použitá literatura**

- AMELOOT E., VERHEYEN K., BAKKER J. P., DE VRIES Y. & HERMY M. (2006): Long-term dynamics of the hemiparasite *Rhinanthus angustifolius* and its relationship with vegetation structure. *Journal of Vegetation Science* 17: 637 – 646.
- TER BORG S. J. (2005): Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. *Folia Geobotanica* 40: 243 – 260.
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- BULLOCK J. M., MOY I. L., COULSON S. J. & CLARKE R. T. (2003): Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. *Ecography* 26: 692 – 704.
- COULSON S. J., BULLOCK J. M., STEVENSON M. J. & PYWELL R. F. (2001): Colonisation of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204 – 216.
- ELLENBERG H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULIBEN D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, *Scripta Geobotanica* 18: 1 – 258.
- GIBSON C. C. & WATKINSON A. R. (1989): The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78: 401 – 406.
- VAN HULST R., SHIPLEY B. & THÉRIAULT A. (1987): Why is *Rhinanthus minor* (Scrophulariaceae) such a good invader? *Canadian Journal of Botany* 65: 2373 – 2379.
- CHYTRÝ M. & RAJFOVÁ M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia* 75: 1 – 15.
- KIVINIEMI K. (2008): Effects of fragment size and isolation on the occurrence of four short-lived plants in semi-natural grasslands. *Acta Oecologica* 33: 56 – 65.
- KUČEROVÁ J. (1974): Rozbor floristicko-fytogeografických poměrů Lišovského prahu a jižní části Táborské pahorkatiny v jižních Čechách. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, přírodní vědy* 14, Supplementum 1.

- LINDBORG R., COUSINS S. A. O. & ERIKSSON O. (2005): Plant species response to land use change – *Campanula rotundifolia*, *Primula veris* and *Rhinanthus minor*. *Ecography* 28: 29 – 36.
- MCCUNE B. & KEON D. (2002): Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13: 603 – 606.
- MÜNZBERGOVÁ Z. (2004): Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854 – 867.
- MÜNZBERGOVÁ Z. & HERBEN T. (2004): Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species. *Oikos* 105: 408 – 414.
- SCHAFFERS A. P. & SÝKORA K. V. (2000): Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11: 225 – 244.
- SLAVÍK B. (ed.) (2000): *Květena České Republiky 6*. Academia, Praha, 770 p.
- SMITH R. S., CORKHILL P., SHIEL R. S. & MILLWARD D. (1996): The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. 2. Effects of grazing, cutting date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward. *Grass and Forage Science* 51: 292 – 305.
- SMITH R. S., SHIEL R. S., MILLWARD D., CORKHILL P. & SANDERSON R. A. (2002): Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial. *Journal of Applied Ecology* 39: 279 – 293.
- STATSOFT, INC. (2008): STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)
- THOMPSON K., BAKKER J. P. & BEKKER R. M. (1997): *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TICHÝ L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451 – 453.
- TURNBULL L. A., CRAWLEY M. J. & REES M. (2000): Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225 – 238.
- WALTER H. (1970): *Vegetationszonen und Klima*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- WESTBURY D. B. (2004): *Rhinanthus minor*. *Journal of Ecology* 92: 906 – 927.
- WESTBURY D. B., DAVIES A., WOODCOCK B. A. & DUNNETT N. P. (2006): Seeds of change: The value of using *Rhinanthus minor* in grassland restoration. *Journal of Vegetation Science* 17: 435 – 446.
- ZELENÝ D. & CHYTRÝ M. (2007): Environmental control of the vegetation pattern in deep river valleys of the Bohemian Massif. *Preslia* 79: 205 – 222.