

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Porovnávání klíčivosti a přežívání semenáčků
v mikrostanovištích pastvin

Bakalářská práce

Tereza Vacková

Školitel: Mgr. Marie Konečná
Konzultant: prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice
2021

Vacková, T., 2021: Porovnávání klíčivosti a přežívání semenáčků v mikrostanovištích pastvin. [Comparison of germination and survival of seedlings in microhabitats of pasture. Bc. Thesis, in Czech.] – 37 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The success of seedling survival was studied in microhabitats of a pasture. Seed germination of three species *Trifolium pratense*, *Achillea millefolium* and *Carlina acaulis* was observed in different types of microhabitats i.e. molehills, anthills, wild boar disturbances, and artificial gaps. Also, the environmental factors were measured. The observed microsites varied greatly in their soil conditions and seedlings of *Trifolium pratense* performed the best, particularly in wild boar disturbances.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

České Budějovice, dne 13.4. 2021

.....
Tereza Vacková

Poděkování

Velké díky patří mé školitelce Marušce, která mi od začátku ochotně pomáhala s veškerou prací v terénu a v posledních pár měsících hlavně trpělivě četla každou část mé práce. Vždy zvládla najít konec nesmyslně dlouhých vět, které obvykle používám a byla shovívavá k mému postrádajícímu citu pro jazyk český.

Dále bych chtěla poděkovat Markét, Alešovi, Pet'ovi a dalším, kteří mi obětavě pomáhali nejen v terénu. Bez nich by se mi vůbec nepovedlo data pro tuto práci nasbírat.

Děkuji také Šuspovi za odborné rady při zpracování této práce.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině, která mě vždy podporovala a samozřejmě svým spolubydlícím, které mě povzbuzovaly při psaní.

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Klíčení.....	1
1.1.1	Abiotické faktory ovlivňující klíčení.....	1
1.1.2	Biotické faktory ovlivňující klíčení	2
1.2	Přežívání semenáčků.....	4
1.2.1	Abiotické faktory ovlivňující přežívání semenáčků	4
1.2.2	Biotické faktory ovlivňující přežívání semenáčků	5
1.3	Narušení vegetace	5
2	Cíle práce.....	7
3	Metodika.....	8
3.1	Popis lokality	8
3.2	Uspořádání pokusu	8
3.2.1	Test klíčivosti	8
3.2.2	Vysévací experiment	9
3.3	Statistické zpracování	10
3.3.1	Vysévací experiment	10
3.3.2	Faktory okolního prostředí	10
4	Výsledky.....	11
4.1	Test klíčivosti.....	11
4.2	Vysévací experiment.....	11
4.3	Faktory okolního prostředí.....	18
5	Diskuse	22
5.1	Klíčení.....	22
5.2	Mraveniště	23
5.3	Narušení od prasat	25
5.4	Krtiny	26
5.5	Umělé gapy	27
5.6	Srovnání mikrostanovišť	28
6	Závěr.....	30
7	Literatura	31

1 Úvod

Než jedinec úspěšně dosáhne stádia dospělé rostliny, je důležité jak rozšíření semene, tak jeho následné vyklíčení, uchycení a přežívání. Šíření semen je efektivním mechanismem k nalezení vhodného prostředí. Každá životní fáze rostliny vyžaduje rozdílné podmínky, které se liší pro jednotlivé druhy. Podmínky prostředí však nemusí být vždy ideální, proto může v určitých fázích docházet k dormanci, čímž jedinec může přežít nepříznivé období.

1.1 Klíčení

Klíčení je kritickou životní fází rostlin. Faktorů ovlivňujících klíčivost semen je mnoho (Grubb, 1977). Semena různých druhů vyžadují specifické podmínky, které umožní jejich vyklíčení. I malé změny v prostředí (např. mikrotopografie půdního povrchu) mohou změnit mikroklima v okolí semene a zásadně ovlivnit klíčení (Harper et al., 1965). Zda semeno vyklíčí je dáno jak vlastnostmi semene, tak vnějšími faktory prostředí. V následujících odstavcích budou stručně shrnuty abiotické a biotické faktory mající vliv na klíčení semen.

1.1.1 Abiotické faktory ovlivňující klíčení

Klíčení ovlivňuje řada abiotických faktorů. Jedním z nich je teplota, jejíž optimální hodnota je druhově specifická (Toole et al., 1955; Covell et al., 1986). Brar et al. (1991) porovnávali míru klíčivosti mezi dvaceti druhy čeledi *Fabaceae* při teplotách 10, 15, 20, 25 a 30 °C. Vliv teploty byl signifikantní u většiny druhů kromě *Trifolium pratense* a *Medicago sativa*. Některé druhy prokázaly vysokou míru klíčivosti v úzkém rozmezí teplot například *Vicia grandiflora* nebo *Onobrychis viciifolia*, u obou druhů po překročení hranice 25 °C klíčivost rapidně klesla. Vysoká teplota může být důsledkem vyššího množství světla. Je známo, že některé druhy neklíčí při nadměrném osvětlení např. *Lycopus europaeus*, *Mentha arvensis*, *Polemonium caeruleum* a *Urtica urens*. Tato strategie nejspíše zabraňuje spuštění klíčení v nevhodných podmínkách, které jsou způsobeny vysušováním semene během nadměrného záření (Grime et al., 1981). Existují ale i druhy, které jsou schopny klíčit v širokém rozmezí teplot. Mezi ně patří hlavně jednoleté i vytrvalé trávy a druhy s výskytem na sušších stanovištích, kde spouštěcím mechanismem je spíše půdní vlhkost než teplota (Grime et al., 1981).

Půdní vlhkost může vyvolat počátek klíčení nebo naopak dočasnou inhibici klíčení – dormanci (Adams a Rinne, 1980). McWilliam et al. (1970) sledovali rozdíly v míře klíčivosti mezi druhy trav temperátních trávníků a rostlin čeledi *Fabaceae*. Druhy z čeledi *Fabaceae* dokázaly mnohem rychleji absorbovat velké množství vody a zahájit klíčení dříve než trávy,

kteře naopak přijímaly vodu po delší dobu. Schopnost absorpce vody závisí na vlastnostech osemení (Brancalion et al., 2008). Mechanickým narušením struktury osemení může dojít ke zvýšení absorpce vody a zvýšení klíčivosti, jak se prokázalo u druhu *Trifolium pratense* (Asci et al., 2011). Dále pak na množství zásobních látek v semenu, např. vyšší obsah proteinů v semenech pěti tropických dřevin pozitivně koreluje s vyšší schopností semene absorbovat vodu (Brancalion et al., 2008). Zhao et al. (2018) zkoumali semena šesti druhů travních společenstev a jejich schopnost absorbovat vodu v závislosti na obsahu škrobu a proteinů. Ukázalo se, že vyšší obsah absorbované vody měla semena s vyšším obsahem proteinů než škrobu. Existují i výjimky, např. druh *Leonurus artemisia*, který i přes velmi nízký obsah proteinů vykazoval vysokou absorpci. Studie Oomes a Elberse (1976) sledovala míru klíčivosti několika druhů travních společenstev v závislosti na rozdílné půdní vlhkosti. Prokázalo se, že druhy *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosa* a *Hypochaeris radicata* jsou při klíčení méně odolné vůči suchu, oproti tomu druhy *Achillea millefolium* a *Prunella vulgaris* jsou schopny klíčit při nízké půdní vlhkosti. Důležitým aspektem se také ukázala ochrana semene před ztrátou vody např. tvorba slizové vrstvy u druhu *Prunella vulgaris*. Stejná strategie také zvýšila obsah absorbované vody semeny druhu *Dracocephalum moldavica* v již zmíněné studii Zhao et al. (2018). Dasberg a Mendel (1971) zkoumali rychlost klíčení a celkové procento vyklíčených semen u druhu *Oryzopsis holciformis* při různé míře vodního stresu. Při vysokém množství dodávané vody docházelo k opožděnému klíčení, což by mohla způsobovat snížená schopnost difúze kyslíku v důsledku vyššího obsahu vody v semenech. Reaktivní formy kyslíku jsou v semeni důležitou součástí drah rostlinných hormonů, které buď aktivují klíčení nebo dormanci semen (Gomes a Garcia, 2013).

1.1.2 Biotické faktory ovlivňující klíčení

Jedním z faktorů ovlivňujících klíčivost je velikost semen. Malá velikost semen může být v rámci druhu kompenzována jejich počtem. Druhy s malými semeny tedy produkují větší počet semenáčů, ale naopak druhy s velkými semeny jsou úspěšnější v přežívání (Jakobsson a Eriksson, 2000). Zareian et al. (2013) studovali vliv velikosti semen tří kultivarů pšenice (*Triticum aestivum*) na míru klíčivosti. Výsledky ukázaly, že míra klíčivosti klesá s rostoucí velikostí semene u všech třech kultivarů. Naopak Vange et al. (2004) ve své studii sledovali klíčivost druhu *Kanutia arvensis* a prokázalo se, že větší semena měla vyšší klíčivost. Tato skutečnost se však projevila pouze u semen, která měla vysokou rychlost vyklíčení. To poukazuje na možný vliv dalších faktorů jako například mechanické poškození semene, které může u některých druhů přispívat k lepší klíčivosti. Velká semena jsou adaptací k přežití

v nepříznivých podmínkách (sucho, stín či mechanické poškození), zároveň jsou semenáčky vzešlé z větších semen odolnější vůči kompetičnímu tlaku v zapojené vegetaci. Důvodem může být větší množství zásobních látek nebo větší vzrůst budoucích semenáčků, což zapříčiní lepší přijímání vody z půdy a lepší schopnost fotosyntetizovat (Westoby et al., 1996).

Inhibitorem klíčení mohou být také patogeny, mezi běžné druhy patří například druhy *Fusarium oxysporum* nebo *Rhizoctonia solani*, které mimo jiné značně snižují produkci úrody fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*; Mahmoud et al., 2013). Studie Zhang et al. (2019) se zabývala vlivem pastvy na množství patogenních hub izolovaných ze semen druhu *Leymus chinensis*. Ukázalo se, že při vysoké míře pastvy bylo množství dvou druhů patogenních hub (*Leptosphaeria avenaria* a *Parastagonospora nodorum*) izolovaných ze semen nižší.

Efektivní mechanismy šíření semen mohou přispívat k rozsáhlejší disperzi druhu a zároveň přesunem dále od mateřské rostliny se vzdálit od predátorů a patogenů (Heithaus, 1981). Na šíření semen se podílí různé vektory jako vítr, voda nebo živočichové např. mravenci, brouci, hlodavci, ptáci a dobytek (Schmid et al., 2005). Kiviniemi (1996) zkoumala šíření semen tří druhů (*Agrimonia eupatoria*, *Geum rivale* a *Triglochin palustre*) prostřednictvím srsti daňků a dobytka. Výsledky ukazují, že tato strategie je jedním z velice účinných mechanismů šíření, díky němuž se semena mohou rozptýlit až na vzdálenost několika desítek metrů. Mezi další formy šíření semen patří například myrmekochorie, kdy jsou mravenci lákáni na živinami bohatý přívěsek semen tzv. elaiosom (Leal et al., 2015). K úspěšnému vyklíčení semene nemusí dojít hned po primární disperzi semene. Semeno se může šířit vícekrát různými mechanismy, čímž se zvyšuje šance k nalezení těch nejvhodnějších podmínek pro klíčení (Schmid et al., 2005). Studie Ehrlén a Eriksson (2000) prokázala, že limitace šíření semen u šesti druhů (*Actaea spicata*, *Convallaria majalis*, *Dentaria bulbifera*, *Lathyrus vernus*, *Paris quadrifolia* a *Polygonatum multiflorum*) je jedním z hlavních důvodů neúspěšné kolonizace vhodných stanovišť.

Negativním faktorem ovlivňujícím úspěšnost rozšiřování pomocí semen mohou být i predátoři semen. Jde jak o pre-disperzní predaci, tak post-disperzní. Heithaus (1981) zkoumal podíl úmrtnosti semen v závislosti na pre-disperzní predaci hlodavci u tří myrmekochorních druhů (*Asarum canadense*, *Jeffersonia diphylla* a *Sanguinaria canadensis*). Prokázalo se, že hlodavci mají značný vliv na úmrtnost semen, avšak jejich vliv se snižuje, pokud jsou přítomni mravenci, kteří plní funkci roznašečů. Post-disperzní predaci podléhají například druhy rodu *Taraxacum*, jehož primárním vektorem šíření je vítr, ale následně více jak jedna třetina semen uhynie důsledkem predace bezobratlými živočichy (Honek et al., 2009).

1.2 Přežívání semenáčků

Po vyklíčení semene následuje uchycení, růst a přežívání semenáčku, což je další kritická životní fáze rostliny. Semenáčky jsou náchylnější vůči competičnímu tlaku než dospělé rostliny, zároveň má každý druh rozdílné nároky na abiotické i biotické faktory. Semenáčky mají také vysokou úmrtnost, jak prokazuje studie Sarukhan a Harper (1973), ve které semenáčky tří druhů rodu *Ranunculus* podléhaly vysoké mortalitě v průběhu první vegetační sezóny. Zároveň se ukázalo, že období nejvyšší mortality v rámci sezóny je druhově specifické.

1.2.1 Abiotické faktory ovlivňující přežívání semenáčků

I na přežívání mají vliv abiotické faktory. Studie Reddy et al., 2017 se zabývala vlivem teploty na biomasu kořenů tří kultivarů druhu *Gossypium hirsutum*. Výsledky ukázaly, že se zvyšující se teplotou roste i velikost semenáčků. Nízké teploty způsobily u semenáčků kukuřice (*Zea mays*) růstové poruchy nebo úhyn (Klepper, 1989).

Mezi další abiotické faktory ovlivňující přežívání patří obsah živin v půdě. Ze začátku může být semenáček ještě závislý na zásobních látkách ze semene a následně se osamostatnit. Tento proces je postupný a jednotlivé živiny semenáč absorbují v rozdílném množství, ale i jinou rychlostí (Fenner, 1987). Krigel (1967) studoval u druhu *Trifolium subterraneum* rychlost absorpce různých makroživin (dusík, fosfor, draslík, vápník a hořčík). Prokázalo se, že semenáčky jednotlivé prvky vstřebávají po rozdílnou dobu, nejrychleji byl ze zásobního roztoku spotřebován vápník a nejdéle se vstřebával draslík. Nedostatek jednotlivých živin se odrazil na vitalitě semenáčků. Studie Alvarenga et al. (2015) se komplexněji zabývala vlivem jak makroživin tak mikroživin (síra, železo, bór, zinek, brom, molybden a měď) na růst semenáčků *Achillea millefolium*. Výsledky ukázaly, že vliv mikroživin na množství biomasy je slabší než makroživin, ale mikroživiny mají prokazatelný vliv alespoň na jednu měřenou charakteristiku rostlin.

Půdní vlhkost může být také významný abiotický faktor, který má vliv na schopnost přežití semenáčků. Studie Haugland a Froud-Williams (1999) zkoumala vliv množství půdní vlhkosti na competiční schopnosti semenáčků druhů *Lolium perenne* a *Trifolium pratense*. Výsledky ukázaly, že snížení půdní vlhkosti negativně ovlivňuje růst semenáčků obou druhů a snižuje tak jejich schopnost kompetice.

1.2.2 Biotické faktory ovlivňující přežívání semenáčků

Během růstu semenáčků probíhá neustálá kompetice o zdroje mezi jedinci. Život semenáčku je značně ovlivněn hustotou a životaschopností již vyklíčených jedinců a okolní vegetace. Dochází tak k postupnému ustanovování hierarchie dominance jednotlivých jedinců (Ross a Harper, 1972). Barrett a Silander (1992) zjistili, že narušená místa vykazují celkově vyšší počet přežívajících semenáčků druhu *Trifolium repens* než nenarušená, a to jak na pastvině, tak v kosené louce. Studie Mudrák et al. (2014) prokázala, že vysoká produktivita louky značně ztěžuje uchycení semenáčků *Rhinanthus* spp. Řešením je správně načasovaný management ve formě kosení pro snížení kompetice okolní vegetace a odstranění opadu. Narušování vegetace může omezovat silnou konkurenci, jelikož narušení představují vhodné místo pro uchycení semenáčků. Okolní vegetace může mít i pozitivní vliv na přežívání semenáčků, jak se prokázalo ve studii Kelemen et al. (2015) u druhů *Lysimachia vulgaris*, *Prunella vulgaris* a *Plantago lanceolata*.

Kompetiční schopnost semenáčku může být snižována i herbivorií, jak naznačuje studie Hanley a Sykes (2009), která se zabývá vlivem různé míry herbivorie hlemýžďem druhu *Helix aspersa* na úmrtnost semenáčků *Trifolium pratense* a *Trifolium repens*. Výsledky prokázaly, že střední míra herbivorie více zvyšuje úmrtnost semenáčků druhu *Trifolium pratense* než druhu *Trifolium repens*, který je konkurenčně slabší. Herbivorie semenáčků tedy může ovlivňovat hierarchii dominance ve společenstvu.

1.3 Narušení vegetace

K rozšíření škály možných podmínek může značně přispět i heterogenita terénu, a to už na úrovni mikrotopografie. Různě velké a hluboké terénní prohlubně můžou svými podmínkami působit rozdílně na různé druhy rostlin (Harper et al., 1965). Každý druh má rozdílné nároky na okolní prostředí a právě tyto mezidruhové rozdíly mohou hrát důležitou roli v koexistenci druhů ve společenstvu (Grubb, 1977). Vznik přirozených narušení ve vegetaci by mohl být jedním z možných mechanismů udržování druhové bohatosti ve společenstvu (Kotorová a Lepš, 1999; Křenová a Lepš, 1996).

Vznik narušení známé taky jako „gaps dynamics“ bylo nejprve zkoumáno ve stromovém patře lesů (Whitemore, 1989) a následně i v menším měřítku na loukách a pastvinách (Vandvik, 2004; Kohler et al., 2007; Gillet, 2008). Narušení poskytují rozdílnou dostupnost zdrojů než okolí a umožňují uchycení i konkurenčně slabším druhům, které jsou v zapojené vegetaci obvykle utlačovány dominantními druhy (White a Pickett, 1985). Přítomnost narušení může napomoci k regeneraci některých druhů nebo naopak dát prostor

druhům novým (Li et al., 2005). Zmíněné studie - Barrett a Silander (1992), Bullock et al. (1995), a Kotorová a Lepš (1999) se zabývaly klíčením a přežíváním v uměle vytvořených narušeních. Přírozená narušení mohou vznikat vlivem abiotických faktorů jako požár (Menges et al., 2017) nebo pád stromů, což v zapojeném lesním porostu způsobí narušení jednoty korunového pokryvu a může tedy pronikat více světla (Muscolo et al., 2014). Biotickým faktorem může být aktivita různých druhů zvířat (krtci, hlodavci, mravenci, jeleni, divoká prasata a pasoucí se dobytek typický v travinných ekosystémech). Narušení vznikající aktivitou různých druhů zvířat se tvoří v různých časových horizontech a jejich tvorba je dynamická (Horčíčková et al., 2019). Například Kirby (2001) studoval vliv přítomnosti pasoucích se jelenů na druhové složení v listnatém lese. Jelení pastva snížila početnost druhů *Rubus fruticosus*, *Vaccinium myrtillus* a *Lonicera periclymenum* a zvýšila početnost trav a ostříc. Vliv velkých kopytníků (jeleni, losi a divoká prasata) mohou v lese přispět k tvorbě narušení a potlačení dominantních porostů dřevin a vytvořit místo pro nízké byliny, zároveň napomáhají k disperzi semen. Při nadměrné početnosti však mohou prasata působit i negativně (Vild et al., 2017).

Existují především studie porovnávající klíčení a přežívání semenáčků v uměle vytvořených narušeních a v nenarušené vegetaci (Barrett a Silander, 1992; Bullock et al., 1995; Kotorová a Lepš, 1999). Přírozeným narušením se věnuje například studie Horčíčková et al. (2019), která porovnává druhové složení narušení od prasat s uměle vytvořenými narušeními. Parish a Turkington (1990) porovnává uchycení různých druhů v krtinách a kravicích oproti nenarušené vegetaci. Sebastià a Puig (2008) zkoumá rozdíl druhového složení mezi mraveništi, narušeními od hrabošů a nenarušenou vegetací.

Ve své práci se zabývám porovnáváním klíčení a přežívání semenáčků v pěti typech mikrostanovišť na pastvině na Předšumaví. Byla vybrána tři příirozeně vznikající narušení – krtiny, narušení od prasat, mraveniště. Dále byly nově vytvořené umělé gapy (ustálené označení pro uměle vytvořená narušení vegetace) a studována i nenarušená vegetace. Klíčivost a přežívání bylo sledováno u tří vybraných druhů (*Achillea millefolium*, *Trifolium pratense* a *Carlina acaulis*) vyskytujících se na pastvině. Druhy byly vybrány na základě testu klíčivosti, zároveň byly ve výběru zohledněny i váhové kategorie semen. Cílem bylo porovnat úspěšnost klíčení a přežívání semenáčků vybraných druhů v jednotlivých typech narušení, srovnat s úspěšností v nenarušené vegetaci a také sledovat další faktory, které by mohly mít vliv na klíčivost a přežívání.

2 Cíle práce

- Srovnání jednotlivých mikrostanovišť na pastvině v uchycení semenáčků
- Sledování podmínek prostředí, které mohou mít vliv na klíčivost a přežívání semenáčků
- Srovnání uchycení semenáčků mezi třemi vybranými druhy

3 Metodika

3.1 Popis lokality

Pokus probíhal na pastvině nedaleko vesnice Uhřice vzdálené asi 3 km od Vlachova Březí (49° 4' 40" s. š., 13° 55' 19" v. d.). Jedná se o mezofilní pastvinu nacházející se na jižním svahu ve výšce 640 m n. m. Pro rok 2019, kdy experiment probíhal, průměrná roční teplota činila 9,1 °C a průměrný úhrn srážek 687 mm. Tyto hodnoty byly získány na základě dat naměřených meteorologickou stanicí ČHMÚ ve městě Husinec vzdáleném asi 5 km od lokality. Pokusné plochy byly situovány v části pastviny, která je ze severovýchodní strany zastíněna lesem a z jižní strany je oddělena řídkým křovinným pásem. Louka byla před začátkem pokusu spásána krávy a v srpnu 2019 a červenci 2020 kosena.

Vegetaci na lokalitě lze fytoocenologicky klasifikovat do svazu *Violion caninae*. Z trav se zde hojně vyskytuje *Agrostis capillaris*¹, *Arrhenatherum elatius*, *Anthoxanthum odoratum*. Zastoupené jsou i ostřice *Carex caryophylla*, *Carex muricata* a *Carex pallescens*. Z dvouděložných rostlin diagnostických pro svaz *Violion caninae* se na lokalitě nachází *Carlina acaulis*, *Dianthus deltoides*, *Thymus pulegioides* a *Viola canina*. Dále se četně vyskytují druhy jako *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata* a *Helianthemum grandiflorum*.

3.2 Uspořádání pokusu

Hlavní částí mé práce byl vysévací experiment, kterému předcházela test klíčivosti, na jehož základě byly zvoleny tři nejvhodnější druhy pro výsev semen na lokalitě.

3.2.1 Test klíčivosti

Účelem pokusu bylo porovnat míru klíčivosti zvolených druhů a vybrat tři druhy s největší klíčivostí, které zároveň reprezentují různé váhové kategorie. Pokus probíhal po dobu jednoho měsíce od 25. 3. do 25. 4. 2019. Bylo vybráno 11 druhů dvouděložných rostlin přítomných na lokalitě – *Achillea millefolium*, *Veronica officinalis*, *Thymus pulegioides*, *Leucanthemum ircutianum*, *Prunella vulgaris*, *Galium album*, *Trifolium pratense*, *Genista germanica*, *Ranunculus bulbosus*, *Plantago lanceolata*, *Carlina acaulis*. Semena od každého druhu (získaná od firmy Planta Naturalis) byla rozdělena po 50 kusech do tří opakování, následně rovnoměrně rozseta na vlhký filtrační papír v Petriho miskách a uložena do růstové komory. Růstová komora byla nastavena na noční a denní režim, který se střídá po 12

¹ Nomenklatura druhů rostlin byla sjednocena podle Klíče ke květeně České republiky (Kaplan et. al., 2019).

hodinách. Při denním režimu teplota činila 20 °C a při nočním 10 °C. Během celého měsíce byla semínka pravidelně kontrolována a zavlažována zhruba každý třetí den a byl zaznamenáván počet vyklíčených jedinců, kteří byli během kontroly odstraněni, aby se zabránilo případné kompetici.

3.2.2 Vysévací experiment

Pro porovnávání klíčivosti a přežívání semenáčků v různých typech mikrostanovišť na pastvině byl proveden vysévací experiment tří druhů *Achillea millefolium*, *Trifolium pratense* a *Carlina acaulis*. Dne 9. 4. 2019 byla semena vyseta do tří typů přirozeně vzniklých narušení na pastvině, kterými jsou krtiny, mraveniště a narušení od prasat. Krtiny a narušení od prasat vznikla v předchozí sezóně, mraveniště byla podle jejich velikosti starší. Dále pak do uměle vytvořených gapů vzniklých vyrytím drnu, z kterého byla následně odstraněna rostlinná biomasa i s kořeny. Aby nedošlo ke vzniku prohlubně, byla pro vyplnění použita směs zbylé půdy s půdou z okolí. Zároveň byla semena vyseta i do nenarušené vegetace pro sledování jejich klíčivosti a přežívání v silnějším kompetičním prostředí.

Od každého typu mikrostanoviště bylo náhodně zvoleno 10 opakování nalezených na pastvině. Následně ve středu každého z nich byla vytyčena plocha o rozměru 15 × 15 cm, do které byla vyseta homogenní směs semen vybraných druhů. Semena byla napočítána po sto kusech od každého druhu. Byly vyznačeny i plochy bez umělého výsevu (od každého typu mikrostanoviště po třech opakováních) sloužící pro sledování přirozené klíčivosti vybraných druhů na lokalitě. Pokusné plochy byly kontrolovány zhruba každé tři týdny od začátku dubna do začátku října roku 2019 a od konce března do začátku října v roce 2020 (bez opětovného výsevu semen). Celkem proběhlo sedmnáct měření pokusných ploch. Vždy byl stanoven počet semenáčků vybraných druhů a určena pokryvnost vegetace, mechů, opadu a kamenů ve vytyčených plochách. Dne 9. 5. 2019 byly pořízeny fotografie jednotlivých ploch, z kterých byla následně pomocí programu ImageJ zjištěna jejich velikost. Dne 7. 10. 2019 byly pomocí půdní sondy o průměru 5 cm z každé plochy odebrány vzorky do hloubky 12 cm pro půdní analýzy. Vzorky byly po dobu čtyř měsíců uskladněny v mrazicím boxu a koncem února proběhla jejich analýza v laboratoři. Byl zjišťován obsah živin (PO₄-P, TOC a TN), půdní vlhkost a měřeno pH.

3.3 Statistické zpracování

3.3.1 Vysévací experiment

Pomocí dvoucestné ANOVy s interakcí faktorů druh (*Trifolium pratense*, *Achillea millefolium*, *Carlina acaulis*) a mikrostanoviště (umělé gapy, krtiny, mraveniště, narušení od prasat, nenarušená vegetace) byla testována nulová hypotéza, že vybrané druhy se mezi sebou a v jednotlivých mikrostanovištích v počtu semenáčků neliší. Počty semenáčků byly zprůměrovány v jednotlivých opakováních po druzích přes celou sezónu zvlášť v obou letech. Dále byl použita ANOVA pro opakovaná pozorování (repeated measurement ANOVA) pro testování rozdílů v počtu semenáčků mezi vybranými druhy s třemi vysvětlujícími faktory s pevným efektem-druh, mikrostanoviště, čas a číslo opakování mikrostanoviště (1-50) jako vnořený faktor s náhodným efektem. Pro posouzení změny počtu semenáčků v čase a vlivu mikrostanoviště použita také ANOVA pro opakovaná pozorování s vysvětlujícími faktory s pevným efektem-mikrostanoviště, čas a číslo opakování mikrostanoviště (1-50) jako vnořený faktor s náhodným efektem pro jednotlivé druhy. Zmíněné analýzy byly počítány pro data z obou sezón odděleně.

Počty semenáčků byly ve všech analýzách zlogaritmovány podle vzorce $Y' = \log_{10}(Y+1)$ pro zlepšení normality a homogenity variance. Zároveň test pro interakci testuje aditivitu efektů na logaritmické škále, což při použití transformace podle vzorce $\log_{10}(Y+1)$ přibližně odpovídá hodnotám na původní škále.

3.3.2 Faktory okolního prostředí

Vliv mikrostanoviště na jednorázově měřený obsah živin (PO_4 -P, TN, TOC), půdní vlhkost a pH byl testován oddělenými jednocestnými ANOVami. Analýzy byly počítány s hodnotami z půdních vzorků jak z ploch s výsevem, tak bez výsevu. Pomocí jednocestné ANOVy byla testována nulová hypotéza, že se plochy bez výsevu a s výsevem v obsahu živin, pH, vlhkosti a velikosti neliší. Následně byl pro všechny faktory prostředí použit i Tukeyho test pro mnohonásobná porovnání, který ukázal, jaká narušení se od sebe liší v měřených vlastnostech prostředí. Data pro PO_4 -P, TN, TOC, půdní vlhkost a velikost narušení byla zlogaritmována podle vzorce $Y' = \log_{10} Y$ pro zlepšení normality a homogenity variance.

Data byla zpracována v programu R (R Core Team 2020). Testy byly počítány na 5 % hladině významnosti. Velikost (v cm^2) narušení byla vypočítána pomocí programu ImageJ z fotografií narušení. Grafy byly upravovány v grafickém editoru Inkscape.

4 Výsledky

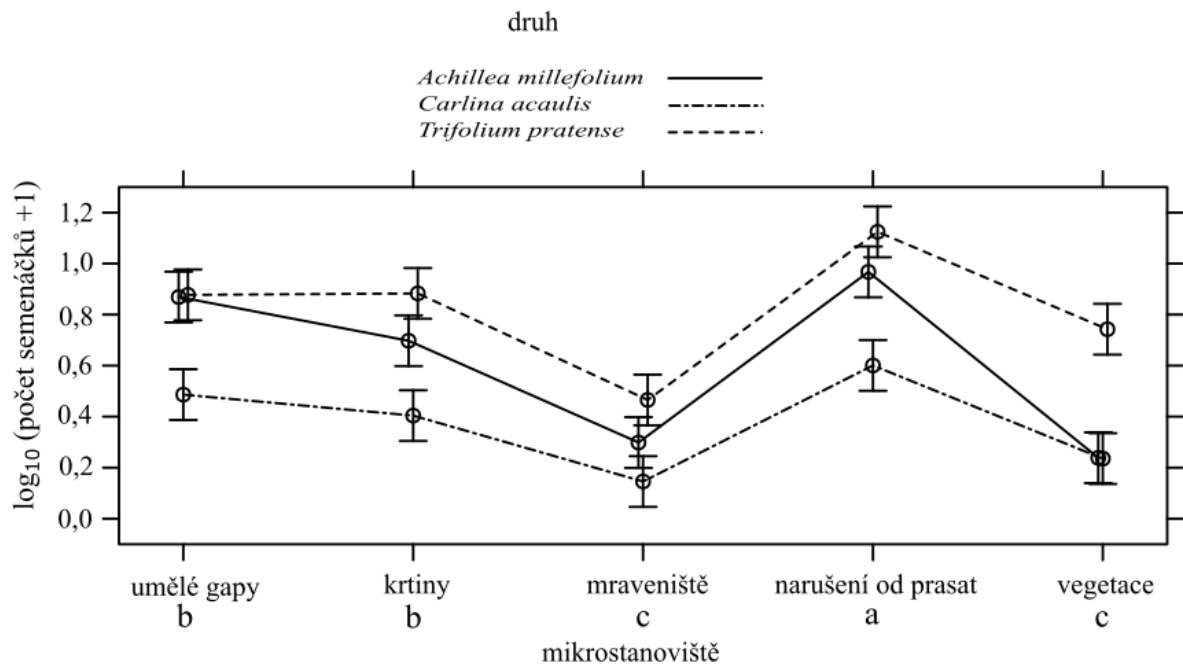
4.1 Test klíčivosti

Vysokou míru klíčivosti prokázaly druhy *Carlina acaulis* (32,5 %), *Trifolium pratense* (25 %), *Leucanthemum ircutianum* (18,7 %) a *Achillea millefolium* (16,7 %). Ostatní druhy klíčily podstatně méně – *Prunella vulgaris* (9,1 %), *Galium album* (5,2 %), *Veronica officinalis* (3,6 %), *Thymus pulegioides* (3,6 %), *Plantago lanceolata* (2,8 %), *Genista germanica* (1,2 %) nebo dokonce vůbec – *Ranunculus bulbosus*.

4.2 Vysévací experiment

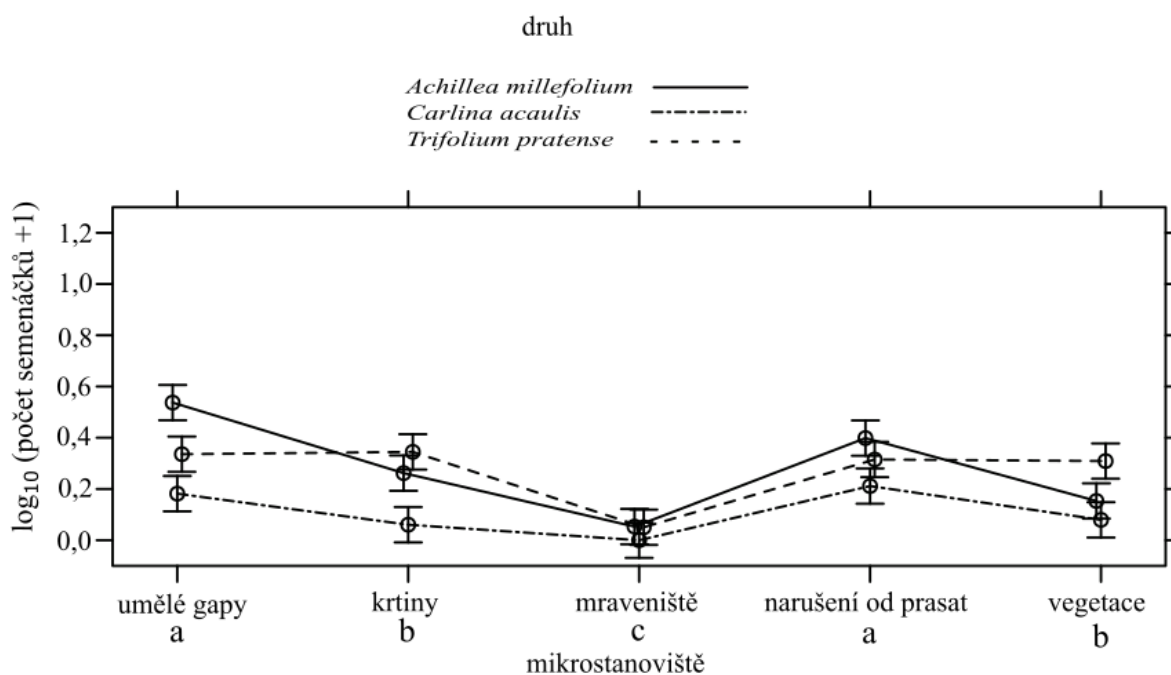
Semena vybraných druhů z umělého výsevu klíčila ve všech mikrostanovištích. V kontrolních plochách bez výsevu byl počet semenáčků řádově nižší. Devět ploch z patnácti bylo bez semenáčků studovaných druhů a průměrný počet semenáčků v jedné ploše byl 0,779. Proto můžeme vliv možného klíčení ze semenné banky na výsledky této práce zanedbat.

Pomocí dvoucestné ANOVy s interakcí druh a mikrostanoviště byl v 1. roce zjištěn průkazný vliv mikrostanoviště na počet semenáčků ($F_{4,885} = 69,545$; $p < 0,001$). Nejvyšší počet semenáčků dosáhl druh *Trifolium pratense*, a to konkrétně v narušení od prasat. Vysoké počty semenáčků byly zaznamenány i v krtinách a umělých gapech. Nejnižší počty semenáčků měl druh *Carlina aculis* (Obr. 1). Druhy se mezi sebou průkazně liší v průměrných počtech semenáčků ($F_{2,885} = 95,930$; $p < 0,001$). Zároveň byla prokázána i interakce druhu a mikrostanoviště ($F_{8,72} = 4,278$; $p < 0,001$), a protože byla data logaritmována, znamená to, že poměry počtů semenáčků se v jednotlivých mikrostanovištích liší podle druhu.



Obr. 1. Rozdíly v počtu semenáčků vybraných druhů v mikrostanovištích znázorněné v interakčním diagramu (průměrné počty semenáčků přes celou sezónu v 1. roce). Písmena znázorňují výsledky Tukeyho testu porovnávající průměrný počet semenáčků všech druhů přes celou první sezónu v prvním roce.

V 2. roce byl opět průkazný vliv mikrostanoviště ($F_{4,885} = 37,092$; $p < 0,001$). Oproti 1. roku byl nejvyšší počet semenáčků zaznamenán u druhu *Achillea millefolium* v umělých gapech. Největší počet semenáčků druhu *Carlina acaulis* byl v narušeních od prasat (Obr. 2). Mezi druhy se průkazně lišil počet semenáčků ($F_{2,885} = 38,808$; $p < 0,001$) a opět byla prokázána interakce mikrostanoviště a druhu ($F_{8,72} = 5,804$; $p < 0,001$).



Obr. 2. Rozdíly v počtu semenáčků vybraných druhů v mikrostanovištích znázorněné v interakčním diagramu (průměrné počty přes celou sezónu v 2. roce). Písmena znázorňují výsledky Tukeyho testu porovnávající průměrný počet semenáčků všech druhů přes celou sezónu v druhém roce.

Výsledky ANOVy pro opakovaná pozorování s vysvětlujícími faktory druh, mikrostanoviště a čas ukazují, že v 1. roce je též průkazná interakce mezi faktory mikrostanoviště a druh ($F_{8,1170} = 12,548$; $p < 0,001$; Tab. 1). Můžeme tedy jednak zamítnout nulovou hypotézu, že na počet semenáčků nemá průkazný vliv mikrostanoviště a zároveň že se počet semenáčků neliší mezi druhy. V 2. roce nebyla průkazná interakce mikrostanoviště*druh ($F_{8,1035} = 1,031$; $p = 0,422$ Tab. 2).

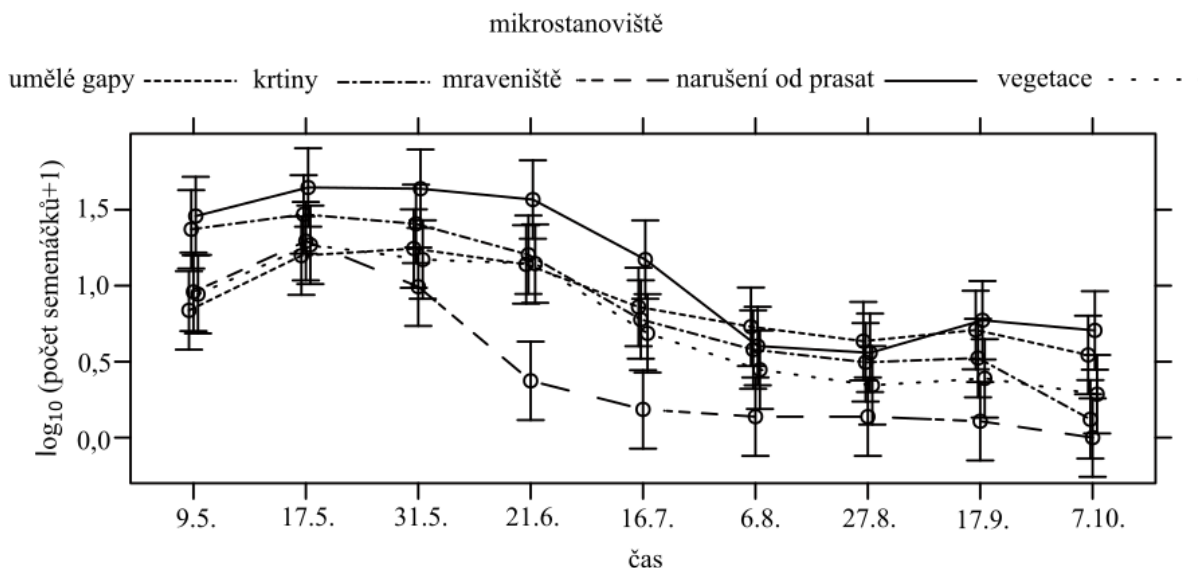
Tab. 1 Výsledky ANOVy pro opakovaná pozorování pro 1. rok.

	DF effect	DF error	SS effect	MS effect	F	p-level
druh	2	1170	44,470	22,236	280,963	<0,001
mikrostanoviště	4	45	64,500	16,126	8,984	<0,001
čas	8	1170	85,570	10,697	135,159	<0,001
mikrostanoviště*druh	8	1170	7,940	0,993	12,548	<0,001
mikrostanoviště*čas	32	1170	19,280	0,602	7,613	<0,001
čas*druh	16	1170	23,350	1,460	18,443	<0,001
mikrostanoviště *čas*druh	64	1170	7,490	0,117	1,479	0,010

Tab. 2 Výsledky ANOVy pro opakovaná pozorování pro 2. rok.

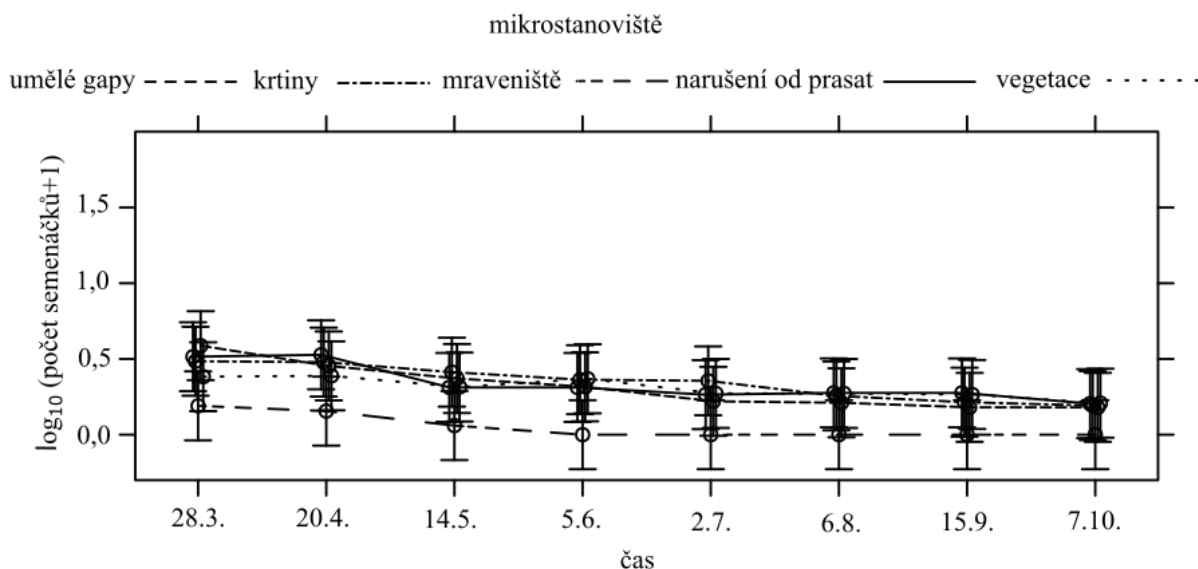
	DF effect	DF error	SS effect	MS effect	F	p-level
druh	2	1035	7,660	3,831	69,602	<0,001
mikrostanoviště	4	45	14,650	3,662	3,553	0,013
čas	7	1035	5,75	0,822	14,930	<0,001
mikrostanoviště*druh	8	1035	4,580	0,573	10,409	<0,001
mikrostanoviště*čas	28	1035	1,59	0,057	1,031	0,422
čas*druh	14	1035	4,40	0,314	5,707	<0,001
mikrostanoviště *čas*druh	56	1035	1,90	0,034	0,616	0,988

U druhu *Trifolium pratense* došlo v 1. roce k nejméně výraznému nárůstu počtu semenáčků v první polovině května ve všech mikrostanovištích, pak následoval postupný úbytek v letních měsících. V mraveništích začal strmě klesat počet semenáčků už v polovině května. Koncem září proběhl mírný podzimní nárůst počtu semenáčků, a to zejména v narušeních od prasat. Nejvíce semenáčků bylo zaznamenáno v narušeních od prasat a krtinách během května (Obr. 3). Počty semenáčků se průkazně měnily v čase ($F_{8,360} = 111,745$; $p < 0,001$) a průkazný byl i vliv mikrostanoviště ($F_{4,45} = 5,335$; $p = 0,001$). Prokázána byla i vzájemná interakce těchto faktorů ($F_{32,360} = 3,713$; $p < 0,001$).



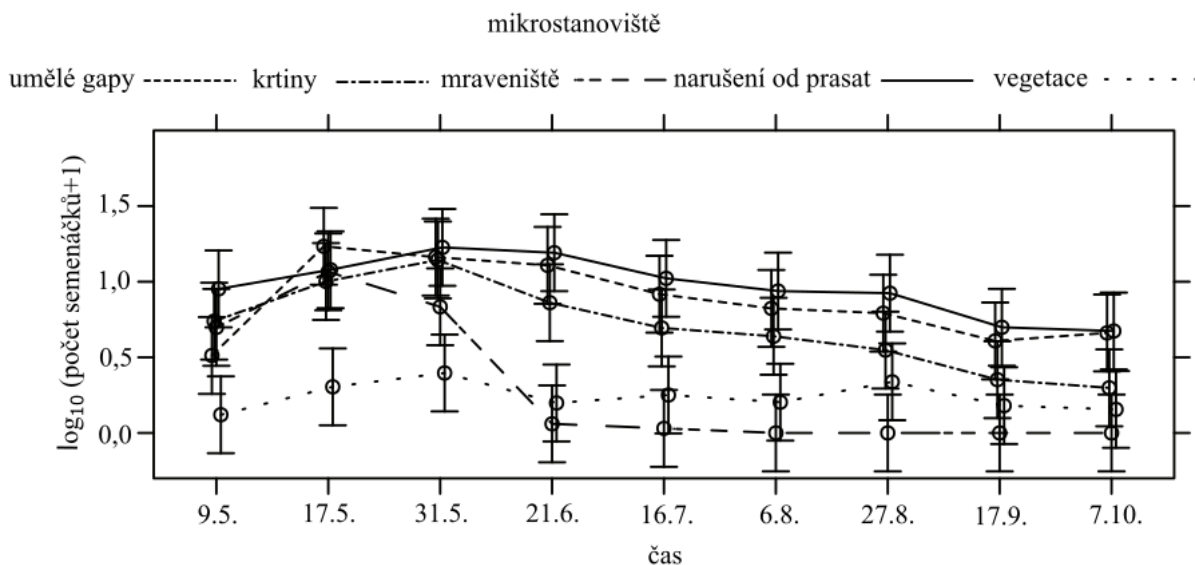
Obr. 3. Počty semenáčků *Trifolium pratense* v jednotlivých mikrostanovištích během vegetační sezóny v 1. roce zobrazené v interakčním diagramu.

V 2. roce se počty semenáčků průkazně měnily v čase ($F_{7,315} = 19,313$; $p < 0,001$) a mikrostanoviště nemělo průkazný vliv ($F_{4,45} = 1,385$; $p = 0,254$). Interakce mezi těmito proměnnými nebyla prokázána ($F_{28,315} = 0,892$; $p = 0,627$; Obr. 4).



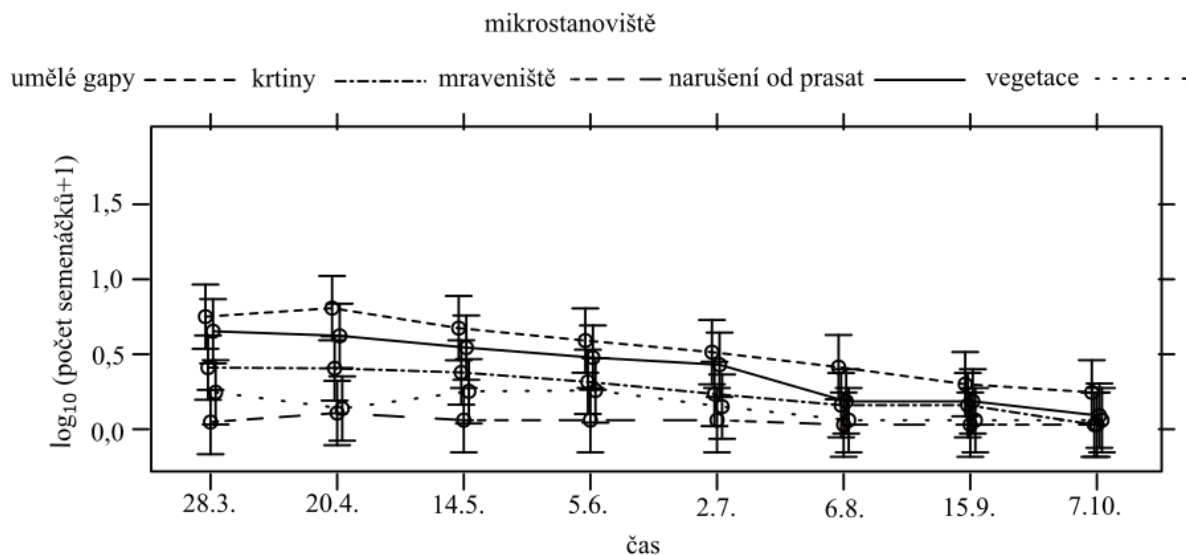
Obr. 4. Počty semenáčků *Trifolium pratense* v jednotlivých mikrostanovištích během vegetační sezóny v 2. roce zobrazené v interakčním diagramu.

Tendence vysokého nárůstu počtu semenáčků začátkem května byla znatelná i u druhu *Achillea millefolium* v 1. roce. Nejvyšší počty semenáčků byly zaznamenány v umělých gapech v polovině května, zároveň v nich došlo i k velice rychlému nárůstu mezi prvním a druhým měřením. V narušeních prasaty byl přírůstek počtů semenáčků pozvolnější, ale i tak byly počty semenáčků vysoké. V mraveništích docházelo od poloviny května ke strmému úbytku semenáčků, jejichž počet se koncem června ustálil. U druhu *Achillea millefolium* není znatelný podzimní nárůst počtů semenáčků jako u druhu *Trifolium pratense*. Celkově počet semenáčků klesá pozvolněji než u druhu *Trifolium pratense* (Obr. 5). Rozdíl v počtu semenáčků byl průkazný v čase ($F_{8,360} = 31,623$; $p < 0,001$) a signifikantní byl i vliv typu narušení ($F_{4,45} = 10,69$; $p < 0,001$). Prokázala se i vzájemná interakce mezi oběma proměnnými ($F_{32,360} = 5,095$; $p < 0,001$).



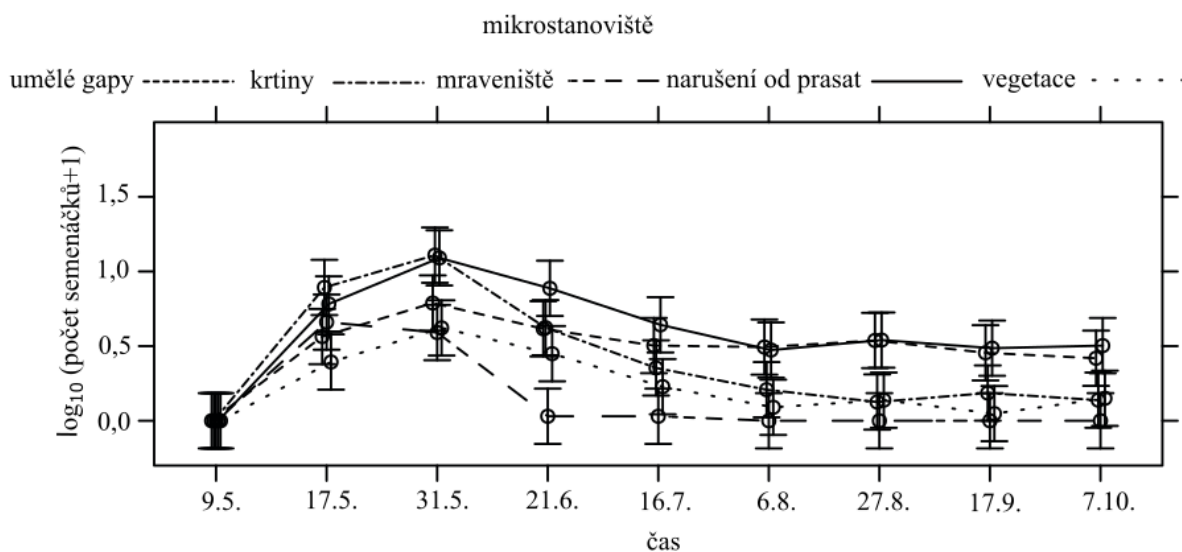
Obr. 5. Počty semenáčků *Achillea millefolium* v jednotlivých mikrostanovištích v průběhu vegetační sezóny v 1. roce zobrazené v interakčním diagramu.

V 2. roce byl rozdíl v počtu semenáčků opět průkazný v čase ($F_{7,315} = 25,189$; $p < 0,001$). Průkazný byl také vliv typu narušení ($F_{4,45} = 4,124$; $p = 0,006$), zároveň byla prokázána i interakce mezi oběma proměnnými ($F_{28,315} = 2,465$; $p < 0,001$). Nejvyšší počet semenáčků byl pozorován v uměle vytvořených narušeních (Obr. 6)



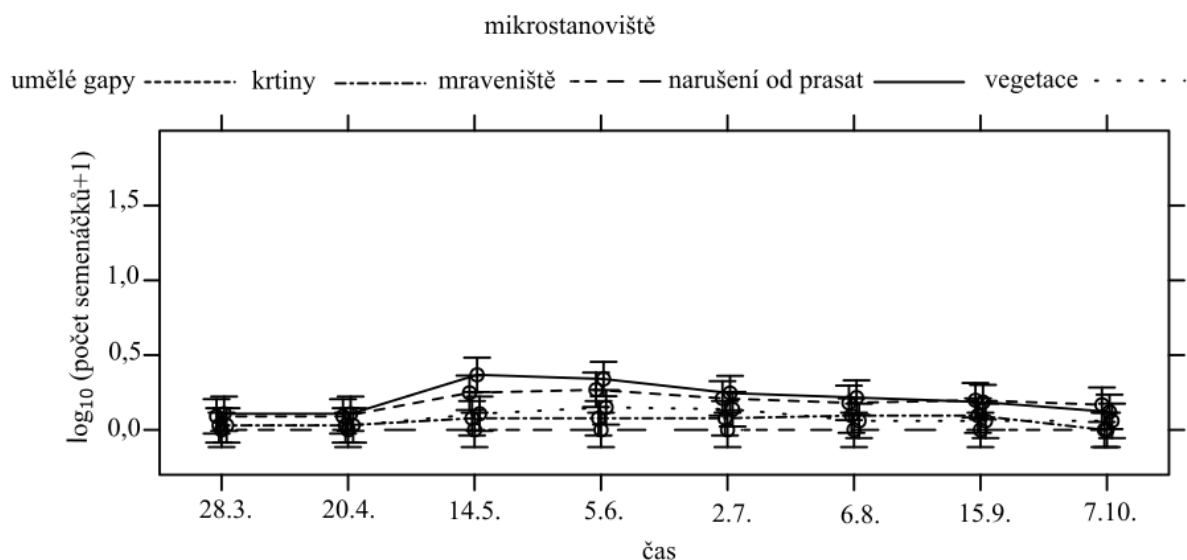
Obr. 6. Počty semenáčků *Achillea millefolium* v jednotlivých mikrostanovištích v průběhu vegetační sezóny v 2. roce zobrazené v interakčním diagramu.

Semenáčky druhu *Carlina acaulis* dosahovaly značně nižších počtů než dříve zmiňované druhy. Zároveň první semenáčky byly zaznamenány až při druhém měření v polovině května, což naznačuje i opožděnější klíčení semen než u předchozích druhů. Semenáčky tohoto druhu byly nejhojnější v krtinách a v narušeních od prasat koncem května, následně jejich počet pozvolně klesal ve všech typech narušení, až došlo k ustálení začátkem srpna (Obr. 7). Opět se v čase počty semenáček prokazatelně lišily ($F_{8,360} = 74,069$; $p < 0,001$). Vliv typu narušení se ukázal také průkazný ($F_{4,45} = 6,904$; $p < 0,001$). Signifikantní byla i vzájemná interakce těchto dvou proměnných ($F_{32,360} = 4,489$; $p < 0,001$).



Obr. 7. Počty semenáčků *Carlina acaulis* v jednotlivých mikrostanovištích v průběhu vegetační sezóny v 1. roce zobrazené v interakčním diagramu.

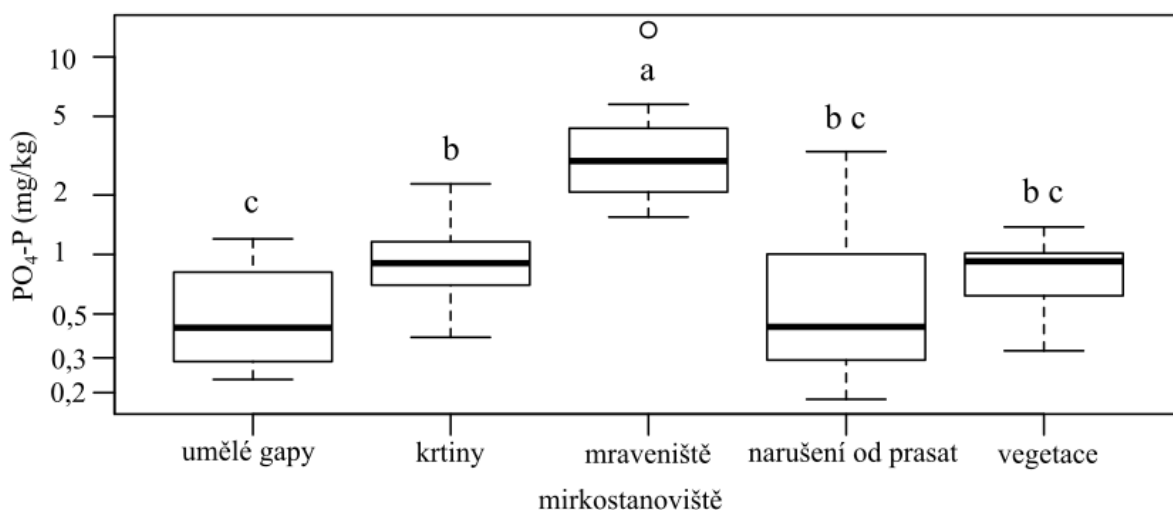
V 2. roce je opět patrný oproti ostatním druhům opožděnější nárůst počtu semenáčků v první polovině května, jako tomu bylo i v 1. roce (Obr. 8). Počet semenáčků se průkazně měnil v čase ($F_{7,315} = 8,282$; $p < 0,001$) a vliv typu mikrostanoviště byl průkazný ($F_{4,45} = 3,333$; $p = 0,018$). Interakce mezi vlivy se neprokázala ($F_{28,315} = 1,484$; $p = 0,058$). Nejvyšší počet semenáčků byl v narušeních od prasat.



Obr. 8. Počty semenáčků *Carlina acaulis* v jednotlivých mikrostanovištích v průběhu vegetační sezóny v 2. roce zobrazené v interakčním diagramu.

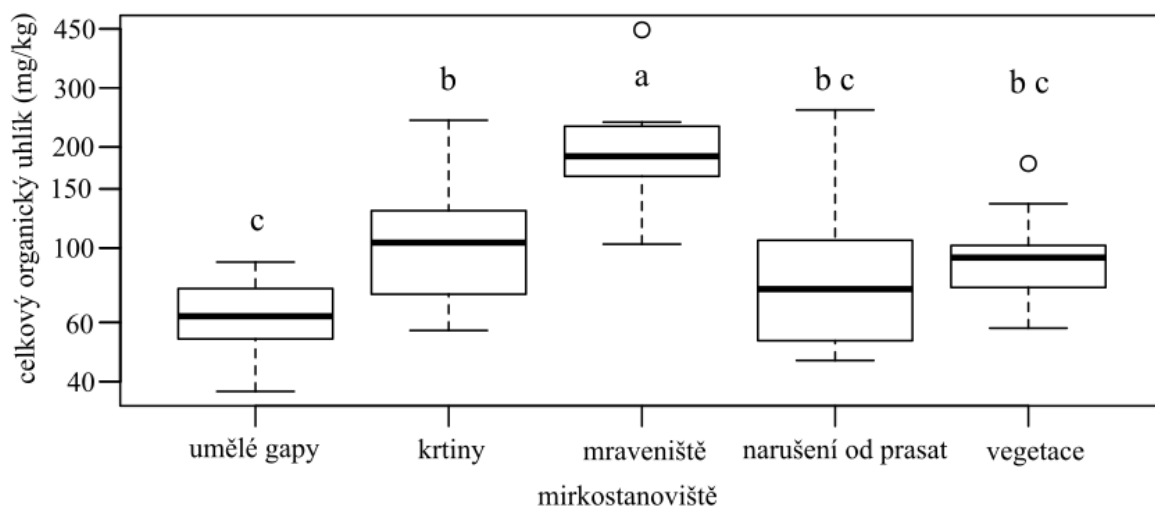
4.3 Faktory okolního prostředí

Výsledky jednocestné ANOVy ukázaly, že půda mikrostanovišť bez výsevu a s výsevem se neliší v obsahu fosforu ($F_{1,63} = 1,287$; $p = 0,261$). Dále byl pomocí jednocestné ANOVy testován rozdíl v množství fosforu v půdě v jednotlivých typech narušení. Výsledek byl průkazný ($F_{4,60} = 18,17$; $p < 0,001$). Mraveniště měla prokazatelně vyšší množství fosforu než ostatní typy narušení (Obr. 9).



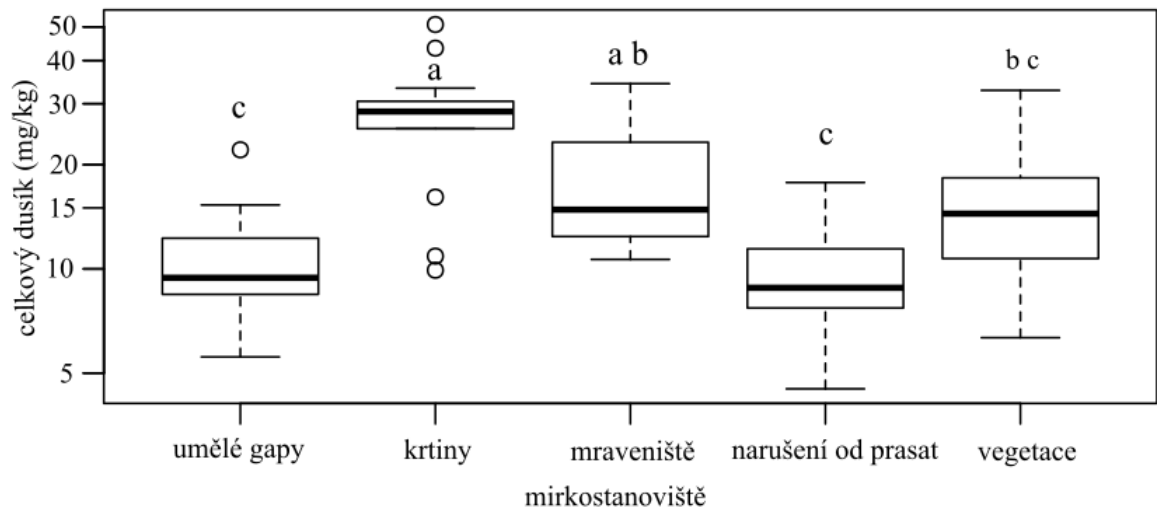
Obr. 9. Množství fosforu v půdě v jednotlivých typech narušení zobrazené v krabicovém diagramu; $F_{4,60} = 18,17$; $p < 0,001$. Písmena znázorňují výsledek Tukeyho testu.

Dále byl testován obsah organického uhlíku, který se signifikantně neliší v plochách bez výsevu a s výsevem ($F_{1,63} = 0,022$; $p = 0,884$). Obsah organického uhlíku se lišil v jednotlivých mikrostano­vištích ($F_{4,60} = 15,48$; $p < 0,001$). Opět mraveniště měla průkazně vyšší množství organického uhlíku než ostatní typy narušení. Krtiny a umělé gapy se v obsahu organického uhlíku průkazně lišily (Obr. 10).



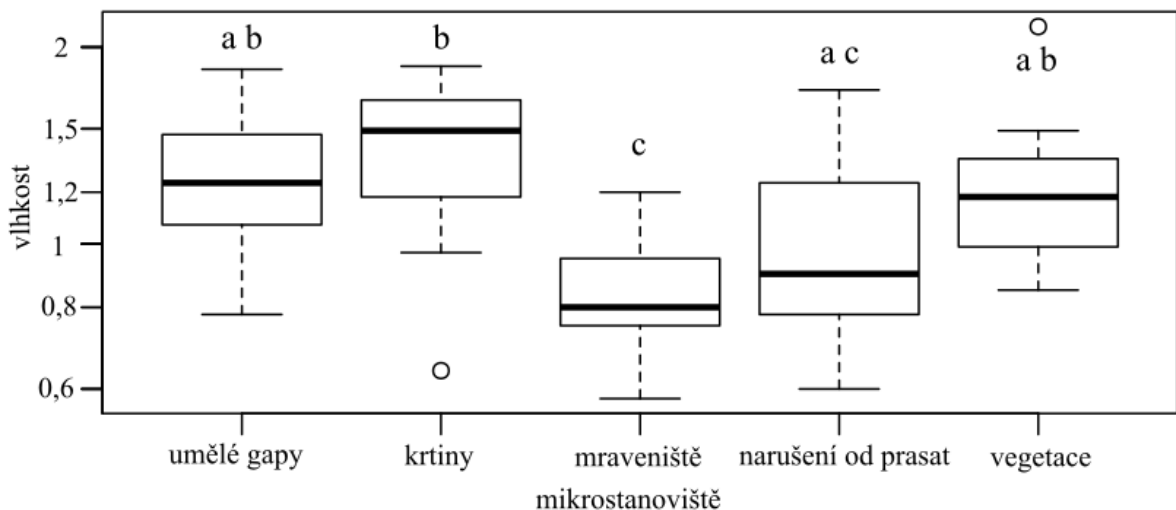
Obr. 10. Množství organického uhlíku v půdě v jednotlivých typech narušení zobrazené krabicovým diagramem; $F_{4,60} = 15,48$; $p < 0,001$. Písmena znázorňují výsledek Tukeyho testu.

V obsahu dusíku nebyl průkazný rozdíl mezi plochami bez výsevu a výsevem ($F_{1,63} = 2,804$; $p = 0,099$). Prokazatelný byl rozdíl mezi jednotlivými narušeními ($F_{4,60} = 13,19$; $p < 0,001$). Nejvyšší naměřené hodnoty dusíku byly v krtinách, ty se ale průkazně neliší od mravenišť (Obr. 11).



Obr. 11. Celkové množství dusíku v půdě v jednotlivých typech narušení zobrazené krabicovým diagramem; $F_{4,60} = 13,19$; $p < 0,001$. Písmena znázorňují výsledek Tukeyho testu.

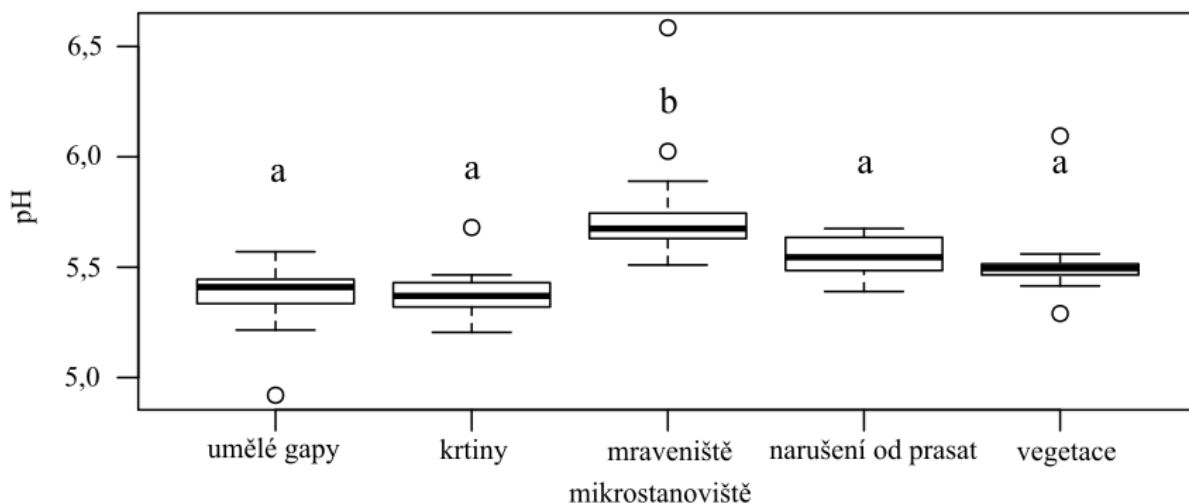
Dalším parametrem byla vlhkost, která se průkazně nelišila v mikrostanovištích bez výsevu a s výsevem ($F_{1,63} = 0,729$; $p = 0,397$). Půdní vlhkost se lišila mezi jednotlivými typy narušení ($F_{4,60} = 6,14$; $p < 0,001$). Mraveniště, která nejsou průkazná od narušení způsobených prasaty, se prokázala jako nejsušší typ narušení (Obr. 12). Narušení od prasat a krtiny se v obsahu půdní vlhkosti průkazně lišila.



Obr. 12. Průměrná vlhkost v jednotlivých typech narušení zobrazená krabicovým diagramem; $F_{4,60} = 6,14$; $p < 0,001$. Písmena znázorňují výsledek Tukeyho testu.

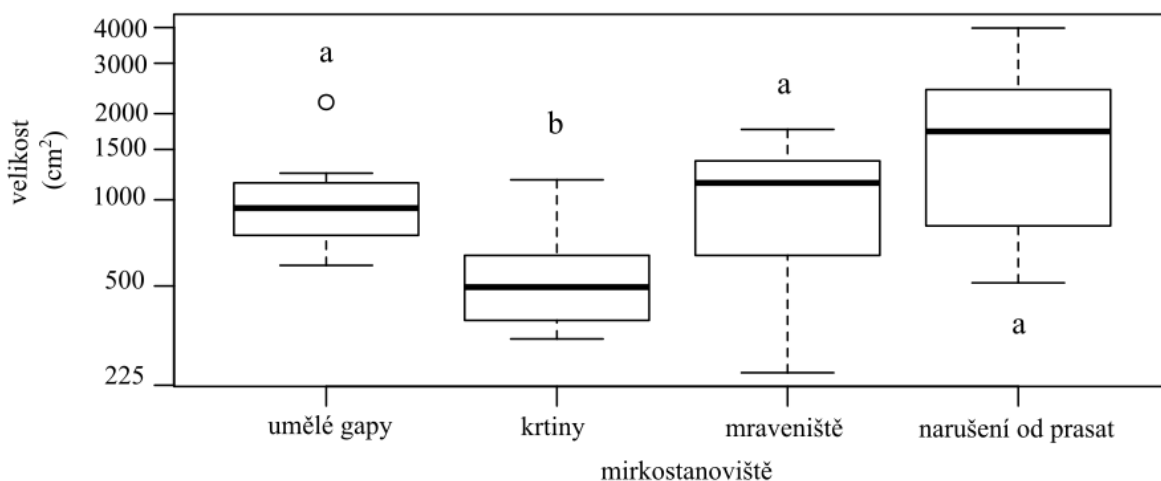
Další měřenou charakteristikou prostředí je pH. Výsledky ukázaly, že půda mikrostanovišť bez výsevů a s výsevem se v hodnotách pH neliší ($F_{1,63} = 0,069$; $p = 0,793$).

Hodnoty pH se prokazatelně liší v jednotlivých mikrostanovištích ($F_{4,60} = 10,57$; $p < 0,001$). Nejvyšší pH měla půda mravenišť, ostatní narušení se od sebe průkazně nelišila (Obr.13).



Obr. 13. Průměrné pH naměřené v jednotlivých mikrostanovištích zobrazené krabicovým diagramem; $F_{4,60} = 10,57$; $p < 0,001$. Písmena znázorňují výsledek Tukeyho testu.

Poslední měřenou vlastností prostředí je velikost mikrostanoviště. Rozdíl ve velikosti ploch s výsev a bez výsevu nebyl průkazný ($F_{1,63} = 3,189$; $p = 0,080$). Prokazatelně se lišila mezi jednotlivými mikrostanovišti ($F_{4,60} = 29,450$; $p < 0,001$). Nejmenším přirozeným narušením byly prokazatelně krtiny (Obr. 14).



Obr. 14 Průměrná velikost jednotlivých narušení zobrazené krabicovým diagramem; $F_{4,60} = 29,450$; $p < 0,001$. Písmena znázorňují výsledek Tukeyho testu.

5 Diskuse

Ve své práci jsem zkoumala klíčení vybraných druhů jak v ideálních podmínkách v růstové komoře, tak v přirozených podmínkách na pastvině. Výsledky testu klíčivosti ukázaly míru klíčivosti vybraných druhů. Druhy tří váhových kategorií s vysokou mírou klíčivosti (*Trifolium pratense*, *Achillea millefolium* a *Carlina acaulis*) byly následně vysety do tří přirozeně vznikajících narušení, umělých gapů a zapojené vegetace. Bylo prokázáno, že v nenarušené vegetaci bylo méně semenáčků než v umělých gapech, ke stejnému výsledku došli autoři práce Barrett a Silander (1992). Dále bylo zjištěno méně semenáčků v nenarušené vegetaci než v krtinách (Kiełtyk a Mirek, 2015) a narušeních od prasat (Sondej a Kwiatkowska-Falińska, 2017). Počet pozorovaných semenáčků se v mé práci nelišil mezi nenarušenou vegetací a mraveništi. Dále jsem zjistila, že se jednotlivá narušení průkazně lišila i v pH, půdní vlhkosti, velikosti a dále obsahu fosforu, uhlíku, dusíku. Existují studie zabývající se uchycením semenáčků v jednotlivých mikrostanovištích, zejména v uměle vytvořených gapech. Umělé gapy mají simulovat přirozeně vznikající narušení, ta jsou však heterogenní a jsou mezi nimi značné rozdíly. Doposud není známá žádná studie, která by se komplexně věnovala porovnávání přežívání semenáčků v jednotlivých mikrostanovištích mezi sebou.

5.1 Klíčení

Nejvyšší míru klíčivosti v růstové komoře měl druh *Carlina acaulis*, který má zároveň nejtěžší semena z vybraných druhů. K podobným výsledkům v rámci jednoho druhu došli autoři studie Vange et al. (2004). Výsledky jejich experimentu probíhajícího v růstové komoře ukázaly, že větší semena druhu *Knautia arvensis* měla vyšší míru klíčivosti. Jak v mojí studii, tak ve studii Vange et al. (2004) byly v růstových komorách předpokládány podmínky ideální pro klíčení semen. V terénu však mohou být podmínky odlišné a méně stabilní než v růstové komoře, což potvrzuje studie Hutchings a Booth (1997). Výsledky této studie ukázaly, že druhy *Pimpinella saxifraga*, *Scabiosa columbaria*, *Plantago media* a *Achillea millefolium* měly prokazatelně vyšší klíčivost v růstové komoře než v terénních podmínkách. To je v souladu s mými výsledky terénního experimentu, které ukázaly, že druh s nejtěžšími semeny (*Carlina acaulis*) dosahuje nejnižšího počtu semenáčků z vybraných druhů. Také v již zmíněné studii Vange et al. (2004) byla zaznamenána vyšší míra klíčivosti u semen ve skupině s vysokou rychlostí klíčení než ve skupině pomalu klíčících semen. V mém pokusu navíc druh *Carlina acaulis* vykazoval pozdější klíčení než ostatní druhy. Důsledkem opožděného klíčení

může být vyšší kompetiční tlak působící na semena ze strany již dříve vyklíčených semenáčků ostatních druhů.

Studie Thompson a Baster (1992) se zabývala uchycením deseti druhů lučních rostlin se semeny různých velikostí v zapojené vegetaci. Ve studii Hutchings a Booth (1997) bylo prokázáno, že studované druhy s největšími a třetími největšími semeny (*Smyrniium olustatrum* a *Pastinaca sativa*) nebyly úspěšné v uchycení v zapojené vegetaci. Mezi velkými semeny existují i výjimky jako *Heracleum sphondylium*, které mělo ve studii druhá největší semena, a přesto dosahovalo vysokých počtů semenáčků. V mém terénním experimentu měl nejvyšší počet semenáčků druh *Trifolium pratense*, který má středně těžká semena. Také již zmíněná studie Hutchings a Booth (1997) prokázala na sledovaných družích, že s klesající velikostí semen roste klíčivost a tedy druh *Achillea millefolium* vykazoval nejvyšší procento klíčivosti. Malá semena jako například u druhu *Achillea millefolium* mohou být lepší v kolonizování nenarušených ploch, mimo jiné protože díky své malé velikosti unikají pozornosti potencionálních predátorů (Leishman, 2001). Zároveň druhy s menšími semeny produkují celkově větší množství semen (Jakobsson a Eriksson, 2000). V mé práci byl však celkový počet vysévaných semen u všech druhů stejný. Každý druh má specifické nároky na klíčení, jak ukázala například studie Isselstein et al. (2002). Autoři sledovali klíčení pěti vybraných lučních druhů (*Carex ovalis*, *Cirsium dissectum*, *Molinia caerulea*, *Succisa pratensis* a *Holcus lanatus*) v závislosti na různých faktorech prostředí (půdní vlhkosti, přítomnost okolní vegetace a narušení plochy). Výsledky ukázaly, že druhy reagují rozdílně na různé podmínky. Půdní vlhkost neměla prokazatelný vliv na klíčení druhů *Molinia caerulea*, *Succisa pratensis* a *Holcus lanatus* naopak u druhů *Carex ovalis* a *Cirsium dissectum* půdní vlhkosti průkazně ovlivňovala jejich klíčení.

5.2 Mraveniště

Mraveniště se v mé práci prokázala jako značně odlišná od ostatních mikrostanovišť z hlediska vlastností půdy. Mraveniště dosahovala vysokého obsahu fosforu a dusíku, tyto výsledky jsou v souladu se studií (Lenoir et al., 2001), ale naopak se neshodují se studií (Dean et al., 1997), Mraveniště měla také vysoký obsah organického uhlíku. Dále měla nejvyšší pH, a zároveň se prokázala jako nejsušší mikrostanoviště, což je ve shodě se studií (Dean et al., 1997). Ke stejným výsledkům dospěla i studie Lenoir et al. (2001), která ukázala, že mraveniště jsou velmi suchá stanoviště a tím pádem v nich nedocházelo k tak intenzivnímu rozkladu nahromaděného materiálu a živiny se akumulovaly v mraveništích. Hnízda některých druhů mravenců jsou také velice trvalým mikrostanovištěm na rozdíl

od krtin nebo narušení od prasat. Aktivita mravenců má značný vliv na podmínky v mraveništi jak prokázala studie Dean et al. (1997). Výsledky této studie ukázaly, že mraveniště mají vyšší pH a nižší obsah půdní vlhkosti, což je v souladu s výsledky mé práce. Dále autoři prokázali, že obsah fosforu a dusíku je nižší v mraveništích než v okolní vegetaci. Mé výsledky naopak ukázaly, že v mraveništích je obsah fosforu a dusíku vyšší než ve vegetaci. Studie Frouz (2000) zmiňuje, že obsah živin se zásadně mění v čase a je heterogenní i v prostoru. Autor dospěl k závěru, že jednotlivá mraveniště se mezi sebou mohou výrazně lišit v závislosti na zastínění mraveniště a proměnlivosti denních teplot. Studie Cammeraat et al. (2002) sledovala obsah živin a půdní vlhkosti v mraveništích a kontrolních plochách po dobu dvou let. Mezi dvěma roky se prokázal velký rozdíl v půdní vlhkosti mravenišť, která závisí na množství srážek na začátku sezóny. Zároveň mraveniště mají vyšší schopnost absorpce vody díky většímu množství organického materiálu. Značnou variabilitu mezi jednotlivými mraveništi shledala i studie Lenoir et al. (2001), v které byly analyzované vzorky půdy z mravenišť druhu *Formica rufa* a okolní půdy. Obsah živin v mraveništích se lišil od okolní půdy. Autoři uvádějí, že v mraveništích byl vysoký obsah anorganického dusíku, což může být důsledkem nepřítomnosti kořenového systému rostlin, který anorganický dusík v okolní půdě spotřebovává. Přítomnost mravenců ovlivňuje nejen obsah živin v mraveništích, ale také druhové složení na něm. Výskyt druhů i půdní podmínky (Dean et al., 1997; Leinor et al., 2001) na mraveništi ovlivňuje druh mravence, který ho vytvořil, určité myrmekochorní druhy jsou častější na mraveništích roznašečů semen než na mraveništích mravence, který semena neroznáší (Konečná et al., 2021). Na lokalitě studované v mé práci byly přítomny druhy mravenců jak roznašečů, tak neroznašečů.

Celkový počet semenáčků byl v mraveništích v prvním roce stejný jako v nenarušené vegetaci a nižší než v ostatních mikrostanovištích. V druhém roce byl dokonce počet semenáčků v mraveništích prokazatelně nižší než v nenarušené vegetaci. To je v rozporu se studií Vlasáková et al. (2009), která prokázala, že počet semenáčků *Picea abies* je vyšší na mraveništích než v okolní vegetaci. Rozdíl může být dán tím, že podmínky prostředí a stavba mravenišť se výrazně liší mezi lesem a mou pastvinou. Dále studie Konečná et al. (2021) uvádí, že více semenáčků bylin se nacházelo na mraveništích než v okolní vegetaci. Více semenáčků bylo dle výsledků studie na okraji mraveniště než v jeho středu. V mé práci byl nízký počet semenáčků v mraveništích způsoben aktivitou mravenců, která zapříčinila brzký úhyn semenáčků. Zároveň na mé zkoumané lokalitě byly mravenci aktivnější oproti méně produktivním lokalitám. Převrstvováním se snažili zabránit nežádoucímu zastínění mravenišť okolní vegetací. Neustálé převrstvování půdy mravenci působí selektivně

na některé druhy, proto typickými druhy mravenišť jsou druhy s dlouhými výběžky či oddenky jako *Thymus pulegioides*, *Veronica officinalis* nebo *Dianthus deltoides* (Kovář et al., 2001). V mé práci měla mraveniště od začátku nejvyšší pokrývnost ze všech typů narušení právě s dominantou druhů *Thymus pulegioides* nebo *Dianthus deltoides*.

5.3 Narušení od prasat

Z hlediska obsahu fosforu, uhlíku i dusíku se narušení od prasat se v mé práci prokazatelně nelišila od nenarušené vegetace a umělých gapů. Zároveň obsah půdní vlhkosti je v narušeních od prasat prokazatelně odlišný od nenarušené vegetace. To částečně podporuje studie (Bueno et al., 2013), kde narušováním prasaty docházelo k převrstvování půdy, což mělo vliv na obsah živin v půdě. Výsledky prokázaly, že v narušeních od prasat je vyšší obsah dusíku než v nenarušené vegetaci. Obsah fosforu a půdní vlhkost se neprokázala odlišná od nenarušené vegetace. Narušení od prasat byla mírně ale neprůkazně větší než ostatní mikrostanoviště. Jejich velikost se pohybovala v rozmezí mezi 500 až téměř 4000 cm² a byla velikostně nejvíce variabilní mezi typy narušení.

V mé práci byl celkový počet semenáčků všech druhů prokazatelně nejvyšší v narušeních od prasat. Všechny druhy v prvním roce vykazovaly nejvyšší počet semenáčků v narušeních od prasat. V druhém roce počet semenáčků klesl a přestal se průkazně lišit od umělých gapů. Vysoký počet semenáčků v narušeních od prasat podporuje studie Sondej a Kwiatkowska-Falińska (2017), kde celková hustota semenáčků byla prokazatelně vyšší v narušeních od prasat než v nenarušovaných místech. Zároveň výsledky ukázaly, že místa narušovaná prasaty byla druhově bohatší než nenarušovaná vegetace. Průkazně nejvyšší počet semenáčků během prvního roku byl v narušeních od prasat, a to u druhu *Trifolium pratense*. Druh *Trifolium pratense* také jako jediný ze sledovaných druhů vykazuje mírný podzimní nárůst počtu semenáčků v narušeních od prasat. Stejný trend byl pozorován i ve studii Sakanoue (2002), kdy většina jedinců v populaci druhu *Trifolium pratense* vyklíčila na podzim a nepodléhala následnému úhynu.

Divoká prasata jsou častým činitelem narušení jak v lesích, tak na pastvinách. Rytím prasat dochází k převrácení půdy, což může mít za následek změnu semenné banky (Bueno et al., 2009). Autoři dále zjistili, že prasata také vyhledávají určité typy společenstev, například husté travní porosty (s dominantami *Festuca paniculata* a *Festuca eskia*). Jako možný důvod autoři uvádějí výskyt hluboké půdy na těchto lokalitách, v kterých se nachází velké množství potravy prasat. Na lokalitě studované v mé práci je však půda poměrně mělká. Součástí potravy prasat jsou některé druhy rostlin například *Holcus lanatus*, *Dactylis glomerata*,

Plantago sp., *Cirsium* sp., *Rumex acetosella*, *Viola* sp. *Galium aparine*, *Prunus* sp. a *Potentilla* sp. (Mayer a Brisbin, 2009). Tyto druhy jsou přítomny na lokalitě, kde můj experiment probíhal. Studie Dovrat et al. (2014) došla k závěru, že přítomnost divokých prasat na pastvinách ve východním Středomoří přispívá k udržení heterogenity stanoviště a ovlivňuje druhové složení vegetace.

5.4 Krtiny

Výsledky mé práce ukazují, že z hlediska obsahu fosforu a uhlíku se krtiny prokazatelně neliší od vegetace a narušení prasaty. Naopak krtiny (společně s mraveništi) měly prokazatelně vyšší obsah dusíku než nenarušená vegetace a ostatní mikrostanoviště. Tento výsledek je v souladu se studií Canals a Sebastià (2000), jejíž závěrem je, že obsah anorganického dusíku je vyšší v krtinách než v okolní půdě. Autoři uvádějí jako důvod intenzivní nitrifikaci probíhající v provzdušněné půdě, což je způsobeno převrstvováním půdy krtky. Krtiny měly v mé práci také prokazatelně vyšší půdní vlhkost než narušení od prasat a mraveniště, ale neprůkazně odlišnou od umělých gapů a vegetace. Důvodem může být jejich malá velikost, která je průkazně menší než ostatní mikrostanoviště a tím pádem vlivem většího zastínění okolní vegetací dochází k nižšímu vysušování půdy.

V celkovém počtu semenáčků přes celou sezónu se krtiny neodlišovaly od umělých gapů, ale byl v nich zaznamenán prokazatelně nižší počet semenáčků než v narušeních od prasat. U druhu *Trifolium pratense* byl během května počet semenáčků vyšší než v umělých gapech a u druhu *Carlina acaulis* byl dokonce nárůst semenáčků na začátku měření vyšší než v narušeních od prasat. Zároveň byl v krtinách počet semenáčků všech druhů průkazně vyšší než v mraveništích a nenarušené vegetaci. Tento výsledek podporuje studie Kiełtyk a Mirek (2015), kteří studovali uchycení semenáčků invazního druhu *Bunias orientalis* na pastvině a kosené louce. Bylo prokázáno, že semenáčky se výhradně uchycují na nově vzniklých krtinách. Na pastvině byl nižší počet semenáčků než na kosené louce, ale juvenilních jedinců bylo více právě na pastvině. Autoři uvádějí jako možný důvod menší zastínění než v nekosené louce. Seifan et al. (2010) studovali vliv narušení způsobené krtky na druhové složení společenstva. Výsledky mimo jiné ukazují, že krtiny mohou ovlivnit druhové složení a poskytnout prostředí, kde je nižší kompetice o světlo.

5.5 Umělé gapy

Umělé gapy nejsou přirozeným mikrostanovištěm, ale lze u nich manipulovat velikost, tvar i intenzitu narušení. V mé práci byla při vytváření umělých gapů následována metodika ostatních studií (Vítová et al., 2017; Švamberská et al., 2017; Švamberská a Lepš, 2020). Velikost umělých gapů (okolo 1000 cm²) je srovnatelná s narušeními vyskytujícími se na mé lokalitě, tedy mraveništi a narušeními od prasat. Krtiny se prokázaly jako menší narušení.

Mé výsledky ukazují, že z hlediska obsahu živin mají umělé gapy prokazatelně nižší obsah fosforu, uhlíku i dusíku než krtiny a mraveniště. Půdní vlhkost v umělých gapech se prokazatelně neliší od půdní vlhkosti v krtinách a narušeních od prasat, ale medián je značně vyšší než v narušeních od prasat nebo vegetaci. Morgan (1997) zkoumal přežívání semenáčků druhu *Rutidosis leptorrhynchoides* v závislosti na různé velikosti uměle vytvořeného narušení (čtverce o straně 15, 30, 50 a 100 cm). Větší narušení (čtverce o straně 30, 50 a 100 cm) prokazovala vyšší míru klíčení a přežívání semenáčků. Důvodem může být právě rozdílná půdní vlhkost, která byla u 100 cm velkých gapů výrazně nižší, nebo rozdílné množství světla. Naopak malá velikost narušení může být výhodná, jak naznačuje již zmiňovaná studie Barrett a Silander (1992) sledující přežívání druhu *Trifolium repens* na pastvině. Autoři prokázali, že menší narušení o velikosti 10 cm² jsou pro přežívání lepší než 25 cm² velká. Možným vysvětlením podle autorů může být příznivější mikroklima díky většímu zastínění okolní vegetací.

Celkový počet semenáčků přes celou sezónu byl v mé práci v umělých gapech v prvním roce stejný jako v krtinách. Dále prokazatelně nižší než v narušeních od prasat a prokazatelně vyšší než v nenarušené vegetaci. Tyto výsledky podporuje studie Barrett a Silander (1992), která sledovala přežívání druhu *Trifolium repens* na pastvině a v kosené louce v narušených i nenarušených místech. Autoři došli k závěru, že v uměle vytvořených narušeních je celkově vyšší počet přežívajících semenáčků než v nenarušené vegetaci, a to jak na pastvině, tak v kosené louce. Jako příčinu uvádějí příznivější mikroklima. Druh *Achillea millefolium* vykazoval vysoký počet jedinců v umělých gapech v prvním roce. Téměř stejného počtu semenáčků v umělých gapech dosahoval v prvním roce i druh *Trifolium pratense*. Nejvyšších počtů v druhém roce dosahoval naopak druh *Achillea millefolium* v umělých gapech.

5.6 Srovnání mikrostanovišť

V mé práci se umělé gapy, narušení od prasat a mraveniště z hlediska velikosti prokazatelně nelišila. Velikost umělého gapu může mít vliv na druhové složení, jak naznačuje studie Bullock et al. (1995), který studoval vliv velikosti narušení na druhové složení. Prokázala se odlišnost druhového složení v různě velkých narušeních a zároveň se lišil způsob jejich zarůstání. Menší gapy byly kolonizovány spíše výhonky sousedících druhů rostlin, ve větších gapech klíčila semena pocházející ze semenné banky. Studie Vítová et al. (2017) sledovala přirozenou kolonizaci uměle vytvořených gapů. Výsledky mimo jiné ukázaly, že dvouděložné rostliny se regenerují převážně ze semenné banky a jsou zásadní pro budoucí druhové složení narušení. Studie Grime (1973) uvádí hypotézu střední velikosti a intenzity narušení tzv. „The intermediate disturbance hypothesis“, která tvrdí že střední velikost a intenzita narušení poskytuje ty nejvhodnější podmínky. Malá narušení rychle zarůstají a u velkých naopak dochází k vyšší míře vysychání. Během mého experimentu nebyla narušení nijak zbavována narůstající vegetace, proto přežívání mohla ovlivnit i kompetice s vegetací. Velká intenzita narušení nedovoluje semenáčkům dlouho přežít. V mé práci byla vysoká intenzita narušování zaznamenána hlavně v mraveništích, kde byla způsobena aktivitou mravenců. V důsledku toho semenáčky rychle hynuly.

Nejen velikost ale i tvar narušení může mít vliv na druhové složení, což studoval Kostrakiewicz-Gierałt (2015), kdy tvar narušení (kruhová a lineární) ovlivňuje celkový počet a druhové složení semenáčků. Výsledky prokázaly, že se druhové složení semenáčků výrazně liší mezi různě tvarovanými narušeními. Kruhová narušení kolonizovaly například druhy *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Solidago canadensis* a *Iris sibirica*. Autoři uvádí, že tyto druhy jsou náchylné ke kompetičnímu tlaku okolní vegetace, a proto se jim daří v kruhových narušeních, kde je zastínění okolní vegetace nižší. V lineárních narušeních autoři naopak zaznamenaly druhy jako *Sanguisorba officinalis* a *Betonica officinalis*, které se vyskytovaly v blízké okolní vegetaci a klonálně se šířily do lineárních narušení. V mé práci byly z hlediska tvaru nejvíce různorodé narušení od prasat. Krtiny, mraveniště i umělá narušení měla poměrně konzistentní přibližně kruhový tvar.

Umělé gapy mají obecně značně nižší variabilitu ve velikosti než přirozeně vznikající narušení. Při studiu umělých gapů se většinou neberou v úvahu rozdíly mezi jednotlivými mikrostanovišti, jak je například znatelné u narušení od prasat, která jsou značně variabilní. V mé práci bylo porovnáváno uchycení semenáčků v uměle vytvořených narušeních s přirozeně vznikajícími narušeními a zároveň s nenarušenou vegetací. Doposud existují

studie zabývající se většinou srovnáváním umělých gapů s nenarušenou vegetací (Barrett a Silander, 1992; Bullock et al., 1995) nebo umělých narušení různých velikostí a tvarů mezi sebou (Kostrakiewicz-Gierałt, 2015; Morgan, 1997). Jsou však i výjimky porovnávající mezi sebou přirozeně vznikající narušení (mraveniště a narušení od hrabošů; Sebastià a Puig, 2008). Dále například studie Parish a Turkington (1990) zkoumala vliv krtinců a kravinců na druhové složení na třech různých lokalitách po dobu několika let. Výsledky ukázaly, že druhové složení se lišilo mezi jednotlivými mikrostanovišti, ale i během let, což značí, že vývoj narušení může být dynamický jak v čase i v prostoru. Druh *Trifolium repens* kolonizoval nově vzniklé disturbance, naopak *Lolium perenne* bylo hojně v narušeních z předchozích let. V mé práci druh *Achillea millefolium* během prvního roku v umělých narušeních vykazoval srovnatelný počet semenáčků jako druh *Trifolium pratense*. V druhém roce byl počet semenáčků *Achillea millefolium* vyšší i v přirozeně vznikajících narušeních než u druhu *Trifolium pratense*.

Studie Horčíčková et al. (2019) se zabývala sledováním rozdílů v druhovém složení vegetace v narušeních od prasat a nenarušené vegetaci po dobu osmi let. Autory byl zároveň proveden experiment, kdy byly vytvořeny i uměle narušené plochy napodobující narušování prasaty. Výsledky ukázaly, že se složení vegetace liší nejen mezi narušenými a nenarušenými plochami, ale i mezi uměle vytvořenými gapy a narušeními od prasat. Jedním z důvodů může být doba vzniku narušení, jelikož umělá narušení byla vytvořena během jednoho dne, ale přirozená narušení vznikala v různou dobu, stejně jako v mé práci. Způsob vzniku narušení, frekvence, rozmístění v prostoru nebo velikost jsou charakteristiky ovlivňující mikroklima narušení (Li et al., 2005). V mé práci byl počet semenáčků v narušeních od prasat průkazně vyšší než v umělých gapech pouze u druhu *Trifolium pratense*. U druhu *Achillea millefolium* byl počet semenáčků v umělých gapech v polovině května dokonce mírně vyšší, ale neprůkazně odlišný od počtu semenáčků v narušeních od prasat. Obdobně tomu bylo u druhu *Carlina acaulis*, který během května dosahoval nejvyššího počtu semenáčků v krtinách, které se průkazně lišily od narušení od prasat.

Koncem první vegetační sezóny mého experimentu byl počet semenáčků všech druhů v krtinách srovnatelně nízký s nenarušenou vegetací a mraveništi. To mohlo být částečně způsobeno tím, že koncem první sezóny došlo u tří z deseti sledovaných krtin ke kolonizaci mravenci. Tuto skutečnost podporuje studie Katzerke et al. (2010), která říká, že mravenci jsou častými kolonizátory krtin. Vandvik (2004) sledoval dynamiku kolonizace narušených ploch rostlinami v subalpínských travních porostech. Výsledky ukázaly, že narušení mohou mít vliv na druhové složení společenstva, a to nejen v prvním v roce vzniku, ale i během

následujících let, kdy se druhové složení může vlivem dalších faktorů stále měnit. Autoři dříve zmíněné studie Horčíčková et al. (2019) došli k závěru, že i po osmi letech od vzniku narušení se složení vegetace stále odlišovalo od nenarušených ploch. V mé práci se v druhém roce počet semenáčků druhu *Trifolium pratense* snížil a vyšších počtů dosahoval naopak druh *Achillea millefolium*.

6 Závěr

Na základě testu klíčivosti v růstové komoře byly vybrány tři nejlépe klíčící druhy (*Trifolium pratense*, *Achillea millefolium* a *Carlina acaulis*) a zároveň se jedná o druhy tří různých váhových kategorií.

Ve dvouletém vysévacím experimentu byl sledován počet semenáčků vybraných druhů ve třech typech přirozeně vznikajících mikrostanovišť (krtiny, mraveniště a narušení od prasat), umělých gapech a nenarušené vegetaci. Počet semenáčků všech druhů byl prokazatelně vyšší v narušeních (kromě mravenišť) než v zapojené vegetaci. Jednotlivá mikrostanoviště se v počtu semenáčků průkazně lišila. Nejvyššího počtu semenáčků dosahoval druh *Trifolium pratense*, a to konkrétně v narušeních od prasat. Nejnížší počty semenáčků byly zaznamenány u druhu *Carlina acaulis*, který zároveň začal klíčit později než ostatní sledované druhy. Nejvyšší počet semenáčků byl zaznamenán v narušeních od prasat. Vysoký počet semenáčků byl i v krtinách a umělých gapech. I když začátkem května byl počet semenáčků v mraveništích poměrně vysoký vlivem značné aktivity mravenců došlo ke strmému klesání počtu semenáčků všech druhů.

Z hlediska obsahu živin se mraveniště prokázala jako značně odlišná. Dosahovala vysokého obsahu fosfor, uhlíku i dusíku a měla nejvyšší pH. Krtiny se vyznačovaly vysokým obsahem dusíku a zároveň se jednalo o prokazatelně nejmenší mikrostanoviště. Umělé gapy, mraveniště a narušení od prasat se ve velikosti průkazně nelišila. Umělá narušení v jednotlivých vlastnostech zasahují jen úzké rozmezí hodnot pro měřené vlastnosti. Naopak narušení od prasat se jeví jako značně variabilní, jak v obsahu živin, půdní vlhkosti i velikosti.

7 Literatura

- Adams, C.A., Rinne, R.W., 1980. Moisture Content as a Controlling Factor in Seed Development and Germination. *Int. Rev. Cytol.* 68, 1–8. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)62305-0](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)62305-0)
- Alvarenga, I.C.A., Boldrin, P.F., Pacheco, F.V., Silva, S.T., Bertolucci, S.K.V., Pinto, J.E.B.P., 2015. Effects on growth, essential oil content and composition of the volatile fraction of *Achillea millefolium* L. cultivated in hydroponic systems deficient in macro- and microelements. *Sci. Hortic. (Amsterdam)* 197, 329–338. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.046>
- Asci, O.O., Acar, Z., Ayan, I., Basaran, U., Mut, H., 2011. Effect of pretreatments on seed germination rate of red clover (*Trifolium pratense* L.) populations. *African J. Agric. Res.* 6, 3055–3070. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.865>
- Barrett, Juliana Panos, Silander, J.A., 1992. Seedling Recruitment Limitation in White Clover (*Trifolium Repens*; *Leguminosae*). *Am. J. Bot.* 79, 643–649. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb14606.x>
- Brancalion, P.H.S., Novembre, A.D.L.C., Rodrigues, R.R., Tay, D., Cunha, L.C., 2008. Seed imbibition of five brazilian native tree species. *Acta Hortic.* 771, 77–81. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2008.771.10>
- Bueno, C.G., Alados, C.L., Gómez-García, D., Barrio, I.C., García-González, R., 2009. Understanding the main factors in the extent and distribution of wild boar rooting on alpine grasslands. *J. Zool.* 279, 195–202. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00607.x>
- Bueno, C.G., Azorín, J., Gómez-García, D., Alados, C.L., Badía, D., 2013. Occurrence and intensity of wild boar disturbances, effects on the physical and chemical soil properties of alpine grasslands. *Plant Soil* 373, 243–256. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1784-z>
- Bullock, J.M., Hill, B.C., Silvertown, J., Sutton, M., 1995. Gap colonization as a source of grassland community change: colonization by different species. *Oikos* 72, 273–282.
- Cammeraat, L.H., Willott, S.J., Compton, S.G., Incoll, L.D., 2002. The effects of ants' nests on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. *Geoderma* 105, 1–20. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00085-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00085-4)
- Canals, R.-M., Sebastià, M.-T., 2000. Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills. *J. Veg. Sci.* 11, 23–30. <https://doi.org/10.2307/3236771>

- Covell, S., Ellis, R.H., Roberts, E.H., Summerfield, R.J., 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes: I. A comparison of chickpea, lentil, soyabean and cowpea at constant temperatures. *J. Exp. Bot.* 37, 705–715. <https://doi.org/10.1093/jxb/37.5.705>
- Dasberg, S., Mendel, K., 1971. the Effect of Hydration-Dehydration on Seed Germination. *New Phytol.* 70, 135–142. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1971.tb02518.x>
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., Klotz, S., 1997. The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. *Biodivers. Conserv.* 6, 1293–1307. <https://doi.org/10.1023/A:1018313025896>
- Dovrat, G., Perevolotsky, A., Ne'eman, G., 2014. The response of Mediterranean herbaceous community to soil disturbance by native wild boars. *Plant Ecol.* 215, 531–541. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0321-3>
- Ehrlén, J., Eriksson, O., 2000. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 81, 1667–1674.
- Fenner, M., 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106, 35–47.
- Frouz, J., 2000. The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insectes Soc.* 47, 229–235. <https://doi.org/10.1007/PL00001708>
- G. S. Brar, J. F. Gomez, B. L. McMichael, A. G. Matches, and H.M.T., 1991. Germination of Twenty Forage Legumes as Influenced by Temperature. *Agron. J.* 83, 173–175.
- Gillet, F., 2008. Modelling vegetation dynamics in heterogeneous pasture-woodland landscapes. *Ecol. Modell.* 217, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.013>
- Gomes, M.P., Garcia, Q.S., 2013. Reactive oxygen species and seed germination. *Biol.* 68, 351–357. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0161-y>
- Grime, J.P., 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation (reply). *Nature* 242, 344–347. <https://doi.org/10.1038/244311a0>
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S.R., 1981. A Comparative Study of Germination Characteristics in a Local Flora. *J. Ecol.* 69, 1017. <https://doi.org/10.2307/2259651>
- Grubb, P.J., 1977. the Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biol. Rev.* 52, 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1977.tb01347.x>

- Hanley, M.E., Sykes, R.J., 2009. Impacts of seedling herbivory on plant competition and implications for species coexistence. *Ann. Bot.* 103, 1347–1353. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp081>
- Harper, J.L., Williams, J.T., Sagar, G.R., 1965. I. The Behaviour of seeds in soil: The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *J. Ecol.* 53, 273–286.
- Haugland, E., Froud-Williams, R.J., 1999. Improving grasslands: The influence of soil moisture and nitrogen fertilization on the establishment of seedlings. *J. Appl. Ecol.* 36, 263–270. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00397.x>
- Heithaus, E.R., 1981. Seed Predation by Rodents on Three Ant-Dispersed Plants. *Ecology* 62, 136–145. <https://doi.org/10.2307/1936677>
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., Koprdoва, S., 2009. Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum* agg.) plants. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 126–135. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.06.001>
- Horčíčková, E., Brůna, J., Vojta, J., 2019. Wild boar (*Sus scrofa*) increases species diversity of semidry grassland: Field experiment with simulated soil disturbances. *Ecol. Evol.* 9, 2765–2774. <https://doi.org/10.1002/ece3.4950>
- Hutchings, M.J., Booth, K.D., 1997. Erratum: Studies on the Feasibility of Re-Creating Chalk Grassland Vegetation on Exarable Land. II. Germination and Early Survivorship of Seedlings Under Different Management Regimes. *J. Appl. Ecol.* 34, 270. <https://doi.org/10.2307/2404873>
- Isselstein, J., Tallowin, J.R.B., Smith, R.E.N., 2002. Factors affecting seed germination and seedling establishment of fen-meadow species. *Restor. Ecol.* 10, 173–184. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.00045.x>
- Jakobsson, A., Eriksson, O., 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88, 494–502. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880304.x>
- Kaplan, Z., Danihelka, J., Chrtek, J. jun., Kirschner, J., Kubát, K., Štech, M., Štěpánek J. (eds), 2019. Klíč ke květeně České republiky [Key to the flora of the Czech Republic]. Ed. 2. – 1168 p., Academia, Praha.
- Katzerke, A., Bliss, P., Moritz, R.F.A., 2010. Size matters: Mole (*Talpa europaea*) hills and nest-site selection of the ant *Formica exsecta*. *Popul. Ecol.* 52, 271–277. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0180-2>

- Kelemen, A., Lazzaro, L., Besnyoi, V., Albert, Á.J., Konečná, M., Dobay, G., Memelink, I., Adamec, V., Götzenberger, L., De Bello, F., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš, J., 2015. Net outcome of competition and facilitation in a wet meadow changes with plant's life stage and community productivity. *Preslia* 87, 347–361.
- Kieltyk, P., Mirek, Z., 2015. Importance of molehill disturbances for invasion by *Bunias orientalis* in meadows and pastures. *Acta Oecol.* 64, 29–34. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.02.007>
- Kirby, K.J., 2001. The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. *Forestry* 74, 219–229. <https://doi.org/10.1093/forestry/74.3.219>
- Kiviniemi, K., 1996. A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. *Acta Bot. Neerl.* 45, 73–83.
- Klepper, B., 1989. The effects of low temperature on seedling growth of maize genotypes, *Field Crops Research*. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90103-2](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90103-2)
- Kohler, F., Gobat, J., Buttler, A., 2007. Effect of Cattle Activities on Gap Colonization in. *Folia Geobot.* 289–304.
- Konečná, M., Blažek, P., Fibich, Lisner, A., Pech, P., Lepš, J., 2021. Anthills as habitat islands in a sea of temperate pasture. *Biodivers Conserv* 30, 1081–1099. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02134-6>
- Kostrakiewicz-Gierałt, K., 2015. The effect of the shape of gaps on microenvironmental conditions and seedling recruitment in *Molinietum caeruleae* meadows. *Acta Agrobot.* 68, 143–151. <https://doi.org/10.5586/aa.2015.021>
- Kotorová, I., Lepš, J., 1999. Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *J. Veg. Sci.* 10, 175–186. <https://doi.org/10.2307/3237139>
- Kovář, P., Kovářová, M., Dostál, P., Herben, T., 2001. Vegetation of ant-hills in a mountain grassland: Effects of mound history and of dominant ant species. *Plant Ecol.* 156, 215–227. <https://doi.org/10.1023/A:1012648615867>
- Křenová, Z., Lepš, J., 1996. Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *J. Veg. Sci.* 7, 107–112.
- Krigel, I., 1967. The early requirement for plant nutrients by subterranean clover seedlings (*Trifolium subterraneum*). *Aust. J. Agric. Res.* <https://doi.org/10.1071/AR9670879>
- Leal, I.R., Leal, L.C., Andersen, A.N., 2015. The benefits of myrmecochory: A matter of stature. *Biotropica* 47, 281–285. <https://doi.org/10.1111/btp.12213>

- 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. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930212.x>
- Lenoir, L., Persson, T., Bengtsson, J., 2001. Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biol. Fertil. Soils* 34, 235–240. <https://doi.org/10.1007/s003740100405>
- Li, Z.Q., Bogaert, J., Nijs, I., 2005. Gap pattern and colonization opportunities in plant communities: Effects of species richness, mortality, and spatial aggregation. *Ecography (Cop.)*. 28, 777–790. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04261.x>
- Mahmoud, S., Hosseiny, M., EL-Shaikh, K., Obiadalla, A., Mohamed, Y., 2013. Seed borne fungal pathogens associated with common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seeds and their impact on germination. *J. Environ. Stud.* 11, 19–26.
- Mayer, J.J., Brisbin, I.L., 2009. *Wild Pigs: Biology, Damage, Control Techniques and Management*. Savannah River National Laboratory Aiken, South Carolina.
- McWilliam, J.R., Clements, R.J., Dowling, P.M., 1970. Some factors influencing the germination and early seedling development of pasture plants. *Aust. J. Agric. Res.* 21, 19–32. <https://doi.org/10.1071/AR9700019>
- Menges, E.S., Crate, S.J.H., Quintana-Ascencio, P.F., 2017. Dynamics of gaps, vegetation, and plant species with and without fire. *Am. J. Bot.* 104, 1825–1836. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700175>
- Morgan, J.W., 1997. The effect of grassland gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae) tussock grassland. *J. Appl. Ecol.* 34, 566–576.
- Mudrak, O., Mladek, J., Blaek, P., Lepš, J., Doleal, J., Nekvapilova, E., Těšitel, J., 2014. Establishment of hemiparasitic *Rhinanthus* spp. in grassland restoration: Lessons learned from sowing experiments. *Appl. Veg. Sci.* 17, 274–287. <https://doi.org/10.1111/avsc.12073>
- Muscolo, A., Bagnato, S., Sidari, M., Mercurio, R., 2014. A review of the roles of forest canopy gaps. *J. For. Res.* 25, 725–736. <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0521-7>
- Oomes, M.J.M., Elberse, W.T., 1976. Germination of Six Grassland Herbs in Microsites with Different Water Contents. *J. Ecol.* 64, 745. <https://doi.org/10.2307/2258782>
- Parish, R., Turkington, R., 1990. The influence of dung pats and molehills on pasture composition. *Can. J. Bot.* 68, 1698–1705. <https://doi.org/10.1139/b90-218>

- Reddy, K.R., Brand, D., Wijewardana, C., Gao, W., 2017. Temperature effects on cotton seedling emergence, growth, and development. *Agron. J.* 109, 1379–1387. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.07.0439>
- Ross, M.A., Harper, J.L., 1972. Occupation of Biological Space During Seedling Establishment. *J. Ecol.* 60, 77. <https://doi.org/10.2307/2258041>
- Sakanoue, S., 2002. Seedling appearance, survival and flowering of *Trifolium pratense* in a cutting meadow. *Japan Agric. Res. Q.* 36, 235–241. <https://doi.org/10.6090/jarq.36.235>
- Sarukhan, J., Harper, J.L., 1973. Studies on Plant Demography: *Ranunculus repens* L., *Ranunculus bulbobus* L., *R. acris* L. *J. Ecol.* 63, 675–716.
- Sebastià, M.T., Puig, L., 2008. Complex vegetation responses to soil disturbances in mountain grassland. *Plant Ecol.* 199, 77–88. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9413-2>
- Seifan, M., Tielbörger, K., Schloz-Murer, D., Seifan, T., 2010. Contribution of molehill disturbances to grassland community composition along productivity gradient. *Acta Oecol.* 36, 569–577.
- Schmid, R., Forget, P.-M., Lambert, J.E., Hulme, P.E., Wall, S.B. Vander, 2005. Seed Fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment. *Taxon.* <https://doi.org/10.2307/2506545>
- Sondej, I., Kwiatkowska-Falińska, A.J., 2017. Effects of Wild Boar (*Sus scrofa* L.) Rooting on Seedling Emergence in Białowieża Forest. *Polish J. Ecol.* 65, 380–389. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.4.007>
- Švamberková, E., Lepš, J., 2020. Experimental assessment of biotic and abiotic filters driving community composition. *Ecol. Evol.* 10, 7364–7376. <https://doi.org/10.1002/ece3.6461>
- Švamberková, E., Vítová, A., Lepš, J., 2017. The role of biotic interactions in plant community assembly: What is the community species pool? *Acta Oecol.* 85, 150–156. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.011>
- Thompson, K., Baster, K., 1992. Establishment from Seed of Selected Umbelliferae in Unmanaged Grassland. *Br. Ecol. Soc.* 6, 346–352.
- Toole, E.H., Toole, V.K., Borthwick, H.A., Hendricks, S.B., 1955. Interaction of Temperature and Light in Germination of Seeds. *Plant Physiol.* 30, 473–478. <https://doi.org/10.1104/pp.30.5.473>
- Vandvik, V., 2004. Gap dynamics in perennial subalpine grasslands: Trends and processes change during secondary succession. *J. Ecol.* 92, 86–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00842.x>

- Vange, V., Heuch, I., Vandvik, V., 2004. Do seed mass and family affect germination and juvenile performance in *Knautia arvensis*? A study using failure-time methods. *Acta Oecol.* 25, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.01.002>
- Vild, O., Hédl, R., Kopecký, M., Szabó, P., Suchánková, S., Zouhar, V., 2017. The paradox of long-term ungulate impact: increase of plant species richness in a temperate forest. *Appl. Veg. Sci.* 20, 282–292. <https://doi.org/10.1111/avsc.12289>
- Vítová, A., Macek, P., Lepš, J., 2017. Disentangling the interplay of generative and vegetative propagation among different functional groups during gap colonization in meadows. *Funct. Ecol.* 31, 458–468. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12731>
- Vlasáková, B., Raabová, J., Kyncl, T., Dostál, P., Kovářová, M., Kovář, P., Herben, T., 2009. Ants accelerate succession from mountain grassland towards spruce forest. *J. Veg. Sci.* 20, 577–587. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01077.x>
- Westoby, M., Leishman, M., Lord, J., 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 351, 1309–1318. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0114>
- White, P.S., Pickett, S.T.A., 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction., *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic press, inc. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-050495-7.50006-5>
- Whitemore, T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70, 536–538.
- Zareian, A., Hamidi, A., Sadeghi, H., Jazaeri, M.R., 2013. Effect of seed size on some germination characteristics, seedling emergence percentage and yield of three wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars in laboratory and field. *Middle East J. Sci. Res.* 13, 1126–1131. <https://doi.org/10.5829/idosi.mejsr.2013.13.8.651>
- Zhang, Y., Chen, T., Nan, Z., Christensen, M.J., 2019. Cattle grazing alters the interaction of seed-borne fungi and two foliar pathogens of *Leymus chinensis* in a meadow steppe. *Eur. J. Plant Pathol.* 155, 207–218. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01764-5>
- Zhao, M., Zhang, H., Yan, H., Qiu, L., Baskin, C.C., 2018. Mobilization and role of starch, protein, and fat reserves during seed germination of six wild grassland species. *Front. Plant Sci.* 9, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00234>