

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce

**Biologie vzácných druhů
mechorostů**

Dagmar Papáčková

2009

Školitel: Mgr. Jan Kučera, Ph.D.

Papáčková, D. (2009): Biologie vzácných druhů mechorostů [Biology of rare bryophytes species. Bc. Thesis, in Czech] 25 p., Faculty of Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

Most of studies found that rare species have narrow habitat requirements, restricted dispersal and poor competition capabilities. I review these patterns of some rare bryophytes species as a causes of their rarity and I assess human activity leading to decrease population of some rare bryophytes. Finally I describe some restoration managements to save these populations of some rare species.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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 – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 30.4. 2009

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Honzovi Kučerovi za zadání tématu a jeho nekonečnou trpělivost. Dále děkuji Bety, Evče, Jirkovi, Pavlovi a dalším lidem za poskytnutí různých článků. Rodičům a Ivošovi za finanční, ale i psychickou podporu. V neposlední řadě Táně Štechové, za její pomoc a cenné rady. Nakonec bych chtěla poděkovat všem svým známým a kamarádům, kteří mi dodávali odvahu a udržovali mě při zdravém rozumu.

OBSAH

1. Úvod	1
2. Obecná charakteristika biologických vlastností vzácných druhů	2
3. Nároky druhů na podmínky prostředí	3
3.1. Vhodná kvalita substrátu pro druh <i>Buxbaumia viridis</i>	3
3.1.1. Negativní vliv člověka na druh <i>B. viridis</i>	4
3.2. Vhodná kvalita substrátu pro druh <i>Neckera pennata</i>	5
3.2.2. Množství srážek ovlivňující růst lodyžek	5
4. Vztah mezi tvorbou sporofytu a vzácností druhu dioických druhů	7
4.1. Schopnosti šíření <i>Anastrophyllum hellerianum</i>	7
4.1.1. Obecná charakteristika gem	7
4.1.2. Počet a šířitelnost gem <i>Anastrophyllum hellerianum</i>	8
4.1.3. Výhoda gem pro dočasné substráty	8
4.1.4 Vliv člověka	9
5. Poklesy populací vzácných druhů v důsledku změn prostředí	10
5.1. Acidifikace slatinišť	10
5.1.1. Kompetiční vyloučení <i>S. scorpioides</i> různými druhy rašeliníků v souvislosti s okyselením stanoviště	10
6. Eutrofizace slatinišť	12
5.2.1. Kompetice <i>Scorpidium scorpioides</i> a <i>Calliergonella cuspidata</i> v závislosti na eutrofizaci prostředí	12
6. Vhodné managementy pro obnovu populací některých vzácných druhů	13
6.1. Možné managementy pro obnovení populací mechorostů slatiništních biotopů	13
6.1.1 Vápnění lokalit	13
6.1.2. Odstranění druhů <i>Sphagnum</i> v kombinaci s odtokem kyselá dešťové vody	14
6.1.3. Kosení a pastva	14
6.1.4. Hloubení gapů	16
6.2. Možné managementy pro zvýšení populací epifytických mechorostů	16
6.2.1. Vhodné managementy pro dlouhodobé přežití mechu <i>Neckera pennata</i>	16
6.3. Introdukce a reintrodukce	17

6.3.1. Úspěšné introdukce a reintrodukce druhů <i>Scorpidium</i> <i>scorpioides</i> , <i>Sphagnum angermanicum</i> a <i>Neckera pennata</i>	17
7. Závěr	19
8. Literatura	20

1. Úvod

Mechorosty patří mezi nejstarší oddělení suchozemských rostlin, zahrnující asi 20 000 druhů (Judd et al. 2008). Stanovit jejich přesný počet je z mnoha důvodů obtížné. Obecně se uvádí asi 16-20 000 druhů, z toho 10-12 000 mechů (Buck & Goffinet 2000), 6-8 000 játrovek (Crandall-Stotler & Stotler 2000) a 150-200 hlevíků. V Evropě se vyskytuje asi 1700 druhů, z toho cca čtvrtina druhů je nějakým způsobem ohrožena (ECCB 1995).

Většina z nás si pod pojmem *vzácný druh* představí druh rostoucí na omezeném velmi specifickém území, který se zde vyskytuje v málo početných populacích. To ale nutně nemusí znamenat, že tento druh je zároveň ohrožený. Existuje totiž mnoho druhů, které v těchto malých populacích dokážou přežívat po mnoho let, aniž by vykazovaly výrazný pokles (Söderström 2006). Podle IUCN (2001) je proto za ohrožený druh považován pouze ten, kterému hrozí riziko vyhynutí v určitém časovém rozpětí. K vyhynutí druhu může dojít buď v důsledku náhodné přírodní události, nebo vlivem dlouhodobé činnosti člověka, který mění stávající podmínky na lokalitě (During 1992). Mechorosty, kvůli jejich odlišné stavbě, reagují na tyto změny mnohem citlivěji než cévnaté rostliny a jejich přežití je pak závislé na dobrých schopnostech šíření, růstu, míře specificity na prostředí a množství vhodných lokalit (Herben & Söderström 1992).

Cílem této bakalářské práce je zaměřit se biologické vlastnosti některých vzácných druhů mechorostů, které by mohly vést k jejich potenciální vzácnosti daného druhu.

2. Obecná charakteristika biologických vlastností vzácných druhů

Obecnou vlastností vzácných druhů mechorostů je poměrně úzká specificita na podmínky prostředí. Z toho vyplývá, že vzácnost druhu může být do jisté míry zapříčiněna vzácností jeho lokality (Heinlen & Vitt 2003). Další vlastností, která by potenciálně mohla vést ke vzácnosti druhu je, především pro dioické druhy, absence nebo jen nízká produkce sporofytu (Laaka-Lindberg et al. 2000), způsobující slabší schopnosti šíření na velké vzdálenosti, které probíhá právě pomocí spor (Frahm 2008). Vzácnost byla také prokázána mezi britskými monoickými mechy, které tvořily sporofyty (Laaka-Lindberg et al. 2000). Tuto vzácnost autoři vysvětlují častým samooplozením u monoických druhů, které zabraňuje schopnosti adaptace na změny přírodních podmínek, a zvyšuje tak riziko lokálního vyhynutí druhu v důsledku těchto změn. V neposlední řadě může být vzácnost druhu způsobena také slabšími kompetičními schopnostmi oproti běžným, ve většině případů rychleji rostoucím druhům (Kooijman & Bakker 1995).

3. Nároky druhů na podmínky prostředí

Charakteristickou vlastností některých vzácných druhů je jejich úzká realizovaná nika, tzn., že mají poměrně malé fyziologické tolerance (Cleavitt 2002), které je omezují na lokality s konkrétními podmínkami prostředí (Heinlen & Vitt 2003). Často se specializují na jeden typ substrátu určité kvality. Důležitá je především jeho vlhkost, množství živin a pH (Vellak 2007). Většina z nich tyto lokality obývá v poměrně malých, ale stabilních populacích (Söderström & During 2005). Ty jsou však daleko náchylnější na vyhynutí, ať už v důsledku lidské činnosti nebo jakékoli náhodné přírodní události (Söderström 2006).

3.1. Vhodná kvalita substrátu pro druh

Buxbaumia viridis .

Obecné tvrzení, že vzácné druhy mechorostů jsou úzce svázány s určitými podmínkami na lokalitě a kvalitou substrátu lze potvrdit například studií prováděnou na mechu *Buxbaumia viridis*, který je zapsán v červených seznamech mnoha zemí. V České republice je zařazen do kategorie silně ohrožených taxonů (Kučera & Váňa 2005), v Evropě je klasifikovaný jako ohrožený (ECCB 1995). Tento druh roste na tlejícím dřevě v pozdním stádiu rozkladu nebo na humusové vrstvě (Wiklund 2002). Pro vyklíčení spor, růst gametofytu a následnou tvorbu sporofytu mechu *Buxbaumia viridis* je nejdůležitější interakce vlhkosti, pH a množství fosforu obsaženého v daném substrátu. Tento fakt byl prokázán jak pozorováním v terénu, tak i výsledky kultivačních experimentů prováděných na agaru a v roztoku s různým množstvím fosforu, pH a vlhkostními podmínkami (Wiklund 2003).

Všechny mechorosty obecně jsou nejcitlivější na stávající podmínky na lokalitě v době klíčení spor. Z výsledků kultivačních experimentů i terénního pozorování vyplývá, že pro vyklíčení spor *B.*

viridis je důležitá buď neustálá vlhkost substrátu, která je pro tlející kmeny v pokročilém stádiu rozkladu vcelku běžná, nebo pouze periodická vlhkost, ale spolu s vysokým pH a koncentrací fosforu. To by mohlo vysvětlovat občasný výskyt tohoto druhu na kůře stromů, která sice není kontinuálně vlhká, ale za to má vhodné pH a koncentraci živin (Wiklund 2003). Důležitost pH pro klíčení spor jasně ukazuje závislost rychlosti klíčení spor na pH. Při zvýšené hladině pH (5-7) spory vyklíčily už po 3-4 dnech. Zatímco při nízkých hodnotách pH počet dní potřebných na vyklíčení spor značně vzrostl. V pH 4 bylo potřeba 9 dní a v pH 3 dokonce 20 dní. Se snižujícím se pH také počet vyklíčených spor klesal. Dalším důležitým faktorem byl obsah fosforu, jehož mezní hladina pro vyklíčení spor a následný vývoj protonematu v kultivačních experimentech byla 2 mg l^{-1} . Jeho důležitost byla prokázána také v terénu, kde se se zvyšující hladinou P zvyšovala také pravděpodobnost výskytu sporofytu (kvůli drobnému gametofytu studovaného druhu byla klíčivost spor v terénu odhadována podle nalezených sporofytů).

3.1.1. Negativní vliv člověka na druh *B. viridis*

Na výskyt druhu *B. viridis* má také negativní dopad činnost člověka, především moderní lesnictví, které odstraňuje převážnou většinu mrtvého dřeva (Söderström et al. 1992), tvořící potenciálně vhodný substrát pro růst druhu. Dalším negativním vlivem dnešního lesního managementu může být výsadba smrkových monokultur. Bylo totiž prokázáno, že pH, které je tolik důležité pro vyklíčení *B. viridis* může být prostřednictvím srážek v bukovém lese zvýšeno z 4,5 až na 6,5 (Nordén 1991). Naopak v kulturních smrčínách byl zaznamenán opačný efekt. Zde se pH snížilo z 5,2 na 4,5 (Nihlgård 1970).

3.2. Vhodná kvalita substrátu pro druh *Neckera pennata*.

Jako většina vzácných mechů, je i *Neckera pennata* silně vázaná na určitý druh substrátu. Ve většině případů jsou tímto substrátem listnaté stromy (nejčastěji *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Ulmus laevis*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Populus tremula*, *Prunus padus* a *Sorbus aucuparia*). Pro růst a rozmnožování je důležitá jejich kvalita, především tloušťka kmene, pH, vlhkost a jemnost (respektive hrubost) kůry (Snäll et al. 2004).

Růst a následná kolonizace tohoto mechu je poměrně pomalá (tobolky tvořila až kolonie velikosti 12-79 cm², což odpovídalo věku populace mezi 19-29 lety), z toho důvodu *N. pennata* preferuje starší stromy, které jsou větší a poskytují tedy více času a prostoru pro kolonizaci (Kuusinen & Penttinen 1999). Další výhodou velkých stromů je vrásčitost kůry. Hluboké zářezy totiž umožňují snadnější přichycení diaspor a snižují jejich možnost odplavení ze substrátu (Snäll et al. 2004)

Dalším důležitým faktorem pro růst druhu je pH, které se pohybovalo zhruba v rozmezí mezi 5,4 a 7,9 (Wiklund & Rydin 2004). Pokud došlo ke snížení hodnot pH, byl, mnohdy ještě v kombinaci s malou dostupností vody charakteristickou pro vertikální substráty, inhibován nejen růst mechu, ale také vyklíčení spor a založení nové metapopulace *N. pennata* (Snäll et al. 2004, Wiklund & Rydin 2004). Nízké hodnoty pH mohou být způsobeny například vlivem kyselých srážek, které výrazně acidifikují kůru (Farmer et al. 1991).

3.2.2. Množství srážek ovlivňující růst lodyžek

Pro rozrůstání kolonie je také podstatná dostatečná vlhkost substrátu, která zrychluje poměrně pomalý růst druhu. Podle Švédské studie se při 368 mm srážek ročně lodyžka druhu prodloužila o 0,85 mm/rok

(Wiklund & Rydin 2004), zatímco v Estonsku, kde byl úhrn ročních srážek vyšší (758,6 mm/rok), se lodyžka prodloužila až o 2,8 mm (Ingerpuu et al. 2007).

4. Vztah mezi tvorbou sporofytu a vzácností druhu dioických druhů

Existuje vztah mezi tvorbou sporofytu a vzácností u dioických druhů. Dioické druhy mechorostů, které vytvářejí sporofyty pouze občas nebo je nevytvářejí vůbec, mají větší tendence ke vzácnosti. Z toho důvodu, by se dalo usuzovat, že příčina jejich vzácnosti by mohla být omezená schopnost šíření vyplývající z nepřítomnosti spor, které fungují jako prostředek šíření na dlouhou vzdálenost (Frahm 2008).

4.1. Schopnosti šíření *Anastrophyllum hellerianum*

Tendence k vzácnosti dioických druhů s absencí nebo jen ojedinělou produkcí sporofytů může být prokázána na ohrožené dioické játrovce *Anastrophyllum hellerianum* rostoucí na tlejících kmenech. Tento druh vytváří sporofyty pouze občas (Pohjamo et al. 2006) a v některých zemích nebyly zaznamenány dokonce vůbec (Váňa 2005). Rozmnožování a šíření je tedy primárně závislé na tvorbě gem, což je u játrovek poměrně běžné. Asi 46 % britských játrovek vytvářelo gemy, zatímco pouze 18 % mechů využívalo tento typ rozmnožování (Laaka-Lindberg et al. 2000).

4.1.1. Obecná charakteristika gem

Gemy jsou specializované částice sloužící k nepohlavním rozmnožování mechorostů. Obecně se předpokládá, že slouží k šíření kolonie na dané lokalitě. Podle studie Kimmerer (1991) se 50 % gem mechu *Tetraphis pellucida* dostalo nanejvýš 1cm od mateřské kolonie a téměř žádné dále než 10cm. Tato slabá schopnost šíření gem je také do jisté míry dána jejich většími rozměry oproti sporám. U již

zmíněného mechu *T. pellucida* je velikost gem 100–160 μm , zatímco velikost spor pouze 8–12 μm (Hradílek 2008). Vzdálenost šíření některých gem však může být značně prodloužena pomocí silného větru nebo vodních proudů. Výhodou gem jsou například menší energetické investice daného druhu do jejich tvorby, kratší doba klíčení a tvorba gametofytu (Laaka-Lindberg et al. 2003).

4.1.2. Počet a šířitelnost gem *Anastrophyllum*

hellerianum

Tlející dřevo je substrátem dočasným, proto je pro epixylické mechorosty důležité množství vyprodukovaných diaspor a jejich šíření na lokalitě i na nová místa. V případě druhu *A. hellerianum* počet vyprodukovaných gem podstatně převyšuje počet spor. Pohjamo & Laaka-Lindberg (2003) ve své studii zaznamenaly pouze 28 000 spor na 1 cm^2 kolonie této játrovky, naproti tomu množství produkovaných gem dosahovalo až 132 000. Většina z nich dopadla v okruhu 10 m od mateřské kolonie, avšak několik málo gem se za pomoci silného větru a vodních proudů šířilo až do vzdálenosti až 500 m od mateřské kolonie (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2006). To bylo umožněno malou velikostí gem této játrovky (cca 10–13 μm) srovnatelnou s velikostí spor, ale také jejich polohou na vrcholcích vzpřímených gemiferních lodyžek (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2006). Avšak i přes tuto schopnost některých gem šířit se do velkých vzdáleností, je jejich primární funkcí zajistit přežití populace na dané lokalitě (Frahm 2008).

4.1.3. Výhoda gem pro dočasné substráty

V podstatě kontinuální rozmnožování pomocí gem je pro studovaný druh výhodné. Pohjamo & Laaka-Lindberg (2006) ve své studii prováděné v jižním Finsku zaznamenaly gemiferní lodyžky ve všech studovaných koloniích *A. hellerianum* (i u těch, které se

rozmnožovaly pohlavně). Gemy se mohly vytvářet již na lodyžkách dlouhých 1 mm, zatímco velikost lodyžek nesoucích gametangia musela být nejméně 1,5 mm v případě anteridií a 2,5 mm v případě archegonií. (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004). V důsledku této vlastnosti druhu vytvářet gemy již na tak krátkých lodyžkách, byla játrovka schopna poměrně brzké reprodukce, což podstatně zvýšilo počty potomků vzniklých před úhynem druhu (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004). Další výhodou gem oproti sporám spočívá v jejich rychlejší klíčení. Podle studie jiného epixylického mechu *Tetraphis pellucida* gemy vyklíčily během 2–4 dní, zatímco klíčení spor trvalo až 10 dní (Schneider & Sharp 1962). Všechny tyto vlastnosti gem vyrovnají jejich velké ztráty v podmínkách dočasných a nestejně rozložených substrátů a zajistí se tak dostatečné množství nových populací pro dlouhodobé přežití druhu (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004).

4.1.4 Vliv člověka

Velmi negativní vliv na přežití *A. hellerianum* má moderní lesní management, který odstraňuje převážnou většinu padlých kmenů, ze kterých by se postupem času mohl stát vhodný substrát pro růst druhu. Tímto způsobem značně prodlužuje vzdálenost mezi potenciálně vhodnými lokalitami a snižuje tak pravděpodobnost jejich kolonizace (Laaka 1992). Proto je tato játrovka řazena do červených seznamů mnoha zemí. V Británii patří do kategorie velmi vzácné, ve Finsku a Švédsku splňuje kritéria pro kategorii blízko ohrožení (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004). V červeném seznamu České republiky je tento druh považován za kriticky ohrožený (Kučera & Váňa 2005).

5. Poklesy populací vzácných druhů v důsledku změn prostředí

5.1. Acidifikace slatinišť

Přestože je proces acidifikace slatinišť je v přírodě přirozeným jevem (Glime 1982), často je značně urychlen činností člověka, především zvýšenou atmosférickou depozicí polutantů nebo poklesu hladiny podzemní vody, například za účelem jejího použití pro pitnou vodu nebo v souvislosti se zemědělskou činností (Beltman et al. 1996). Tyto změny pak zapříčiní poruchu pufrční kapacity vody, po které následuje okyselení systému.

V důsledku acidifikace lokalit, ať už lidskou činností nebo přirozenými procesy, dojde v některých případech ke změnám konkurenčních poměrů. Vzácné druhy jsou ve většině těchto případů slabšími kompetitory, a tak dochází k jejich nahrazení jinými druhy, které jsou schopny lépe využívat pozměněné úrovně zdrojů na lokalitě (Kooijman & Bakker 1995, Kooijman & Westhoff 1995, Štechová et al. 2008)

5.1.1. Kompetiční vyloučení *S. scorpioides* různými druhy rašeliníků v souvislosti s okyselením stanoviště

V mnoha slatiništních biotopech došlo v důsledku tohoto okyselení k poklesu populací mechu *Scorpidium scorpioides* (Kooijman 1992). Tento druh se vyskytuje na lokalitách s poměrně vysokým pH a obsahem minerálů a nízkým obsahem živin. Například v Dánsku byly naměřeny hodnoty pH na jeho lokalitě mezi 6,6 až 8,4 a podíl minerálů 90-460 mg/l. Na podmínky prostředí je poměrně tolerantní a dokáže přežít i v nižším obsahu minerálů a v relativně malých hodnotách pH (ve Fennoskandii bylo naměřeno pH 5,8). Nikdy však nebyl v terénu nalezen pod pH 5,3 (Kooijman & Westhoff

1995). Z těchto výsledků lze usuzovat, že *S. scorpioides* dokáže přežít určité okyselení, však jeho růst a rozšiřování v kyselejších podmínkách jsou slabší. To dokazuje studie Kooijmanové (Kooijman 1993a), která studovala mimo jiné ekologické amplitudy *Scorpidium scorpioides* a jeho potenciálního kompetitora *Sphagnum squarrosum*. *Scorpidium scorpioides* sice byl schopný přežívat na lokalitách *Sphagnum squarrosum* (pH 5,1), ale jeho růstová rychlost byla malá (1,3 cm za 8 měsíců) v porovnání s rašeliníkem, který v těchto podmínkách rostl téměř dvakrát rychleji. Z toho lze usuzovat, že pokles druhu *Scorpidium scorpioides* je spíše než acidifikací prostředí na slatiništi vyvolán jeho slabšími kompetičními schopnostmi ve srovnání s druhem *Sphagnum squarrosum*, který je v kyselejších podmínkách lepším kompetitorem, a proto vytlačí *Scorpidium scorpioides* z jeho lokality (Kooijman & Bakker 1995). *Sphagnum squarrosum*, navíc svojí přítomností na lokalitě dále aktivně a relativně rychle okyseluje prostředí (Kooijman 1992), a tak tato sukcese probíhá vcelku rychle.

V některých oblastech dochází také v důsledku acidifikace ke kompetici mezi druhy *Scorpidium scorpioides* a *Sphagnum subnitens*. Tento rašeliník není schopen růstu v podmínkách typických pro *S. scorpioides*, a proto za normálních okolností mech nikterak neohrožuje (Kooijman 1993a, Kooijman & Bakker 1995). Pokud ovšem dojde ve slatiništním ekosystému k nadměrné akumulaci dešťové vody *Sphagnum subnitens* se v podmínkách chudých na minerály (typické prostředí pro růst *S. subnitens*) stává kompetičně zdatnější a postupně vytěsňuje *S. scorpioides* z lokality (Kooijman & Bakker 1995). *S. subnitens* pak dále přispívá k acidifikaci. Jeho příspěvek je však malý, což vysvětluje relativně dlouhou koexistenci těchto dvou druhů na lokalitě (Kooijman et al. 1994).

6. Eutrofizace slatinišť

Živiny se v přírodě dostávají do ekosystému přirozenou cestou při dekompozici organického materiálu. Těmito procesy jsou však živiny do přírody uvolňovány v rozumné míře a tudíž nedochází k nadměrné eutrofizaci. Ta je způsobena především zemědělskou a průmyslovou činností člověka, která uvolňuje do ekosystémů nadměrné množství dusíku a fosforu. Tyto dva prvky se dostávají do podzemní a povrchové vody (Galloway 1995) a následně způsobují nadměrnou eutrofizaci ekosystémů. V eutrofizovaných podmínkách pak dochází k přemnožení a dominanci druhů lépe využívajících nadbytku živin.

5.2.1. Kompetice *Scorpidium scorpioides* a *Calliergonella cuspidata* v závislosti na eutrofizaci prostředí

Při zvýšeném množství živin dochází ve slatiništním biotopu ke kompetičnímu vyloučení mechu *Scorpidium scorpioides* za druhy rostoucí v eutrofnějších podmínkách, jako je *Calliergonella cuspidata* nebo *Calliergon cordifolium* (Kooijman 1992). *C. cuspidata* obývá lokality *S. scorpioides*, protože požadavky obou druhů na pH, konduktivitu a koncentraci iontů jsou podobné (Kooijman 1993a). Na lokalitách *S. scorpioides* je však poměrně malé množství živin, jejichž zvýšení snáší druh špatně (Kooijman 1993a). Proto dojde-li k jejich zvýšení *C. cuspidata* postupně nahradí *S. scorpioides* na jeho lokalitě (Kooijman & Bakker 1995). Podle studie prováděné Kooijmanovou (Kooijman 1993b) souvisí tato sukcese hlavně se zvýšeným růstem cévnatých rostlin v důsledku zvýšené dostupnosti živin. Cévnaté rostliny postupně zastíní mechorosty v okolí, což má negativní vliv na růst *S. scorpioides* a mech je tak nahrazen druhem *C. cuspidata*, který je v těchto podmínkách kompetičně zdatnější (Kooijman 1993b, Kooijman & Bakker 1995)

6. Vhodné managementy pro obnovu populací některých vzácných druhů

Pro obnovení poškozených populací mechorostů musí být nejprve obnoveny podmínky typické pro místa jejich růstu (Mälson & Rydin 2007). Proto v současné době dochází k vývoji různých managementů, které mají za úkol tyto podmínky obnovit a zajistit tak dlouhodobé přežití populací vzácných druhů. Obnovení původních podmínek je také důležité pro úspěšnost reintrodukčních procesů, kterými se některé vymizelé druhy mohou navrátit zpět na lokalitu.

6.1. Možné managementy pro obnovení populací mechorostů slatiništních biotopů

6.1.1 Vápnění lokalit

Jedním ze způsobů, jak zlepšit podmínky na slatiništní lokalitě a tím obnovit druhové složení je vápnění. Mälson a Rydin (2007) prováděli experiment na zástupcích typických slatiništních mechů (*Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Campylium stellatum* a *Pseudocalliergon trifarium*). Vytyčili si plochy, ze kterých odstranili okolní vegetaci. Do některých ploch přidali 78 g zahradního vápna (obsahuje cca 38 g vápence) a některé ponechali jako kontrolní (bez vápence). Tímto způsobem zjistili, že přidáním vápence do slatiništního ekosystému se zvýší množství vápenatých iontů a zároveň dojde k obnovení pH z hodnot typických pro přechodová rašeliniště na hodnoty typické pro slatiniště (tzn. z pH okolo 5 na pH okolo 6), čímž se vytvoří méně vhodné podmínky pro kyselomilnější druhy *Sphagnum* (Hayward & Clymo 1982), které se na lokalitě rozrostly v průběhu její degradace. Vápenec měl také vliv na snížení obsahu amonných iontů, na jejichž zvýšené množství jsou citlivé některé hnědé mechy, např. *S. scorpioides* (Kooijman & Westhoff

1995). Ze všech těchto změn zapříčiněných dodáním vápence na lokalitu získaly hnědé mechy výhodnou pozici v kompetici jak proti jiným dominantním mechům, jako je *Sphagnum*, *Polytrichum* tak i proti některým cévnatým rostlinám (Mälson & Rydin 2007).

6.1.2. Odstranění druhů *Sphagnum* v kombinaci s odtokem kyselé dešťové vody

Jiným vhodným managementem umožňujícím návrat vzácných druhů hnědých mechů na lokalitu je odstranění rašeliníků, které se v současné době vyskytují na mnoha lokalitách. Husté populace *Sphagnum* jednak okyselují prostředí a jednak do značné míry brání odtoku kyselé dešťové vody. Tak vzniknou kyselé podmínky, které zlepšují dostupnost živin (Waughman 1980), které jsou využívány hlavně cévnatými rostlinami (Kooijman 1993b). Beltman et al (1996) ve svém pokusu porovnávali stav živin v místech, kde byla dobře vyvinutá vrstva rašeliníků s místy, kde byly rašeliníky zcela rozloženy. Analyzovali vzorky z horní vrstvy 10 cm a zjistili, že v rašelinné vrstvě je dostupnost živin mnohem větší. Množství živin se tedy může snížit odstraněním populací rašeliníků. Tato studie uvádí, že se tímto způsobem mohou živiny snížit až na 1/6 předchozích hodnot. Druhy *Sphagnum* však přibližně po 3 letech od jejich odstranění znovu začínají dominovat, proto se pro zamezení jejich růstu osvědčilo odstraňování rašeliníků v kombinaci s budováním malých kanálků sloužících k odtoku vody z lokality. Pouze tímto způsobem dojde k odtoku velkého množství kyselé dešťové vody (Beltman et al. 1996).

6.1.3. Kosení a pastva

Na některých lokalitách došlo v důsledku poklesu hladiny podzemní vody nebo eutrofizaci, k nadměrnému růstu cévnatých rostlin, které postupně potlačily mnoho vzácných druhů mechorostů.

Rozrůstání cévnatých rostlin nemálo ovlivnilo také upuštění od tradičního managementu, jako je pastva a kosení. Tímto způsobem se dříve z ekosystému odstraňovalo významné množství živin a inhiboval růst kompetičně silných rostlin, s nimiž mechorosty soupeří nejen o světlo, ale také o prostor (Rydin 1997). Po ukončení tradičního managementu dochází k invazi a rozrůstání trav na mnoha lokalitách. Příkladem takového silného kompetitora je rod *Molinia*, který se v současné době rozrůstá na mnoha slatiništních lokalitách. *Molinia* spp. je stresolerantní kompetitor, který svým rychlým klonálním růstem a efektivním využíváním živin (Güsewell & Koerselman 2002) postupně převládne na opuštěných slatiništních lokalitách. Z důvodu udržení druhové diverzity a populací vzácných druhů je důležité kosení těchto biotopů (Stammel et al. 2003). To obvykle probíhalo jednou do roka, zhruba na konci léta. Avšak studie prováděná Hájkovou et al. (2009), prokázala, že pokud se plochy kosí dvakrát do roka (na konci května a září) obnova lokalit je mnohem efektivnější. Tento management podporuje totiž vyklíčení a růst kompetičně slabých druhů a zároveň potlačí populace *Molinia*, které nejsou po častějším kosení schopny úplné regenerace. Kosení dvakrát do roka by však mělo probíhat pouze na počátcích obnovy lokality, protože jarní seč negativně ovlivňuje později kvetoucí druhy (Hájková et al. 2009). V pozdějších fázích regenerace nebo na méně degradovaných lokalitách stačí kosit pouze jednou ročně, v řadě případů i jednou za dva roky (Štechová & Štech 2007) Pozitivní vliv jarního a podzimního kosení byl pozorován například u druhu *Hamatocaulis vernicosus*. Důležité bylo pro nejsušší lokalitu studovaného mechu, kde bylo nejhustší bylinné patro. Z toho plyne, že na rašeliništích, kde je pokryv cévnatých rostlin v důsledku vysoké vodní hladiny malý, není tento management nutný (Štechová & Kučera 2007). Kosit se samozřejmě také nemusí v místech, kde odstraňování biomasy cévnatých rostlin probíhá formou pastvy dobytka. Podle Bergamini et al. (2001) je pastva daleko lepší, protože zvyšuje nejen druhovou bohatost mechorostů, ale také množství vzácných a unikátních druhů Jako příčinu autor uvádí vyšší

heterogenitu prostředí zapříčiněnou disturbancemi způsobenými různými aktivitami dobytka. Nicméně oba dva tyto managementy (pastva i kosení) mohou být použity pro zachování druhové diverzity a populací vzácných druhů mechorostů na zarůstajících lokalitách (Bergamini et al. 2001).

6.1.4. Hloubení gapů

Potenciální managementem na lokalitách s nižší hladinou a výraznějším kolísáním podzemní vody je hloubení malých gapů. Na takových lokalitách přežívají zbytky populací mechorostů v terénních depresích, které zůstávají po většinu roku trvale vlhké (Štechová & Štech 2007). Hloubení gapů v bezprostřední blízkosti populace daného mechu zajistí druhu dostatečně vlhké podmínky, do kterých se mohou rozrůstat a také ho zbaví konkurence ostatních druhů (Štechová & Kučera 2007). Podle studie provádění na mechu *Hamatocaulis vernicosus* nesmějí být gapy moc hluboké, aby nebyly kompletně zaplavené vodou. Taková místa studovaný mech totiž nebyl schopen kolonizovat. Naopak mělké gapy, kde hloubka vody byla asi 1 cm, kolonizoval mech poměrně rychle (Štechová & Kučera 2007), proto se tento management zdá být účinný přinejmenším pro tento druh.

6.2. Možné managementy pro zvýšení populací epifytických mechorostů

6.2.1. Vhodné managementy pro dlouhodobé přežití mechu *Neckera pennata*

Budoucnost mechu *Neckera pennata* je závislá na vhodném managementu, který spočívá jednak v zachování již přítomných starých stromů, a jednak také ve výsadbě vhodných hostitelských stromů, kterými jsou především *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*,

Prunus padus, do lesního porostu (Snäll 2005). Samozřejmě, že výsadba jednotlivých druhů musí být prováděna v rozumné míře a s ohledem na konkrétní podmínky dané oblasti.

6.3. Introdukce a reintrodukce

Introdukce a reintrodukce je vhodný způsob, jak obnovit vyhynulé populace některých druhů. Pro úspěch reintrodukcí do míst, kde se daný druh nacházel nebo introdukcí druhu do nových lokalit je důležité velmi dobře znát ekologické nároky druhu a identifikovat tak vhodné lokality. V případě introdukce je také nutné zvážit rizika spojená s transplatací druhu na novou lokalitu. Pokud pomineme případ možného neúspěchu introdukce a s tím spojené zbytečné náklady na pokus, jedná se zejména o narušení stávajících podmínek na lokalitě trasplantovaným druhem, který by se například mohl na nové lokalitě nekontrolovaně rozrůst a kompletně tak změnit její druhové složení (Allendorf & Lundquist 2003).

6.3.1. Úspěšné introdukce a reintrodukce druhů *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum angermanicum* a *Neckera pennata*

V současné době proběhlo několik úspěšných reintrodukčních procesů vzácných druhů mechorostů. Jedním z nich je například *Scorpidium scorpioides* (Kooijman et al. 1994). Tento mech byl vložen do horní části prameniště, ve kterém se dříve vyskytoval. Po této reintrodukci byl sice růst do délky jednotlivých lodyžek poměrně malý (asi způsobeno nízkou hladinou vody), avšak vertikální větvení mechu bylo veliké a mech v docela krátké době na lokalitě značně rozrostl (cca 2 m od transplantovaných lodyžek během tří let). Nemalý vliv na šíření studovaného druhu na lokalitě měla také permanentně tekoucí voda, která poskytovala druhu neustálý přísun živin (Kooijman 1992).

Dalším druhem je například *Sphagnum angermanicum*, rašeliník rostoucí v mírně bohatých rašeliništích, která se v poměrně krátké době vlivem přirozené acidifikace mění na přechodová rašeliniště (Sjörs & Gunnarsson 2002). Reintrodukční a introdukční pokusy s tímto druhem ukázaly, že úspěch vzniku a růstu nové populace je závislý nejen na vhodných podmínkách na lokalitě, ale také na velikosti transplantované populace a na části lodyžky, ze které fragment pochází. Pozitivní výsledek reintrodukce i introdukce se zvyšoval s rostoucí velikostí transplantované populace. Větší podíly populace jsou totiž méně náchylné na výkyvy teploty a vlhkostních podmínek. Nová kolonie snadněji a s větším úspěchem vznikla z horních 3 cm, avšak jako nejefektivnější část pro introdukci se ukázala být kapitula rašeliníku, jejíž použití má také minimální dopad na zdrojovou populaci, což se nedá říct při o transplantaci fragmentů z větší části populace (Gunnarsson & Söderström 2007).

Ingerpuu et al. (2007) zkoušeli transplantační pokusy s mechem *Neckera pennata*. Asi 3 cm dlouhé lodyžky vložili do prasklin kůry dvou druhů stromů (*Fraxinus excelsior* a *Populus tremula*) o obvodu cca 40-70 cm. Z 80 lodyžek se uchytilo pouze 39, avšak všechny následně vytvořily nové kolonie a přežívaly docela dobře dokonce i v sušších podmínkách. Z toho by se dalo usuzovat, že pomocí výsadby vhodných hostitelských stromů a transplantace druhu na tyto stromy by bylo možné vytvořit nové populace v místech, kde vlivem moderního lesnictví došlo k jejich výraznému snížení nebo kde již zmizely úplně.

7. Závěr

Na biologické aspekty mechorostů vedoucí k potenciální vzácnosti druhu a na případnou ochranu těchto vzácných druhů je v současné době vypracováno poměrně málo studií. Detailní informace o biologii některých vzácných druhů jsou zpracovány hlavně na severní polokouli, zatímco na polokouli jižní a v tropech takovéto práce chybí. Dá se tedy říct, že toto „odvětví“ bryologie je teprve v počátečních fázích svého rozvoje.

Nejvíce prozkoumané jsou biologické a ekologické vlastnosti vzácných mechorostů rašeliništních biotopů a epixylických druhů. Co se týče epifytických druhů, existuje pouze několik málo prací pojednávajících o konkrétních vlastnostech druhu. Většina studií se soustředí na epifyty spíše z hlediska znečištění ovzduší. Detailnější informace také chybí o biologii vzácných epilithických druhů.

Z doposud vydaných prací se dají shrnout základní informace o obecných vlastnostech vzácných druhů. Za hlavní příčinu vzácnosti je považována úzká vazba vzácných druhů na podmínky prostředí lokalit. Dalšími neméně významnými vlastnostmi těchto druhů jsou pak slabší schopnosti šíření na dlouhou vzdálenost vyplývající z méně časté produkce sporofytů, ale také horší kompetiční schopnosti související s lokálními změnami prostředí.

Během několika posledních století k vzácnosti druhu také významně přispěla činnost člověka, který změnil přírodní podmínky mnoha lokalit. V důsledku těchto změn došlo k poklesům populací některých vzácných druhů a vyhynutí zvláště citlivých druhů. Z toho důvodu jsou v současné době vytvářeny různé managementy a prováděny transplantační pokusy pro zachování (resp. reintrodukci) populací vzácných druhů.

8. Literatura

- Beltman B., Van den Broek T., Bloemen S. & Witsel C. (1996): Effects of restoration measures on nutrient availability in a formerly nutrient-poor floating fen after acidification and eutrophication. - *Biological Conservation* 78: 271-277
- Bergamini A., Peintinger M., Schmid B. & Urmni E. (2001): Effects of management and altitude on bryophytes species diversity and composition in montane calcareous fens. - *Flora* 196: 180-193.
- Buck W. R. & Goffinet B. (2000): Morphology and classification of mosses. - In: Shaw A.J. et Goffinet B. (ed.), *Bryophyte Biology*, p. 71-123, Cambridge University Press, London.
- Cleavitt N. (2002): Stress tolerance of rare and common moss species in relation to their occupied environments and asexual dispersal potencial. - *Journal of Ecology* 90: 785-795.
- Clymo R. S. & Haywaed P. M. (1982): The ecology of *Sphagnum*. - In: Smith A. J. E. (ed.), *Bryophyte Ecology*, p. 229-289, Chapman and Hall, London.
- Crandall-Stotler B. & Stotler R. E. (2000): Morphology and classification of the Marchantiophyta. - In: Shaw A. J. et Goffinet B. (ed.), *Bryophyte Biology*, p. 71-123, Cambridge University Press, London.
- During H. J. (1992): Endangered bryophytes in Europe - *Ecology & Evolution* 7: 253-255.
- European Committee for Conservation of Bryophytes (1995): *Red Data Book of European bryophytes*. - ECCB, Trondheim.
- Farmer A. M, Bates J. W. & Bell J. N. B (1991): Seasonal variation in acidic pollutant inputs and their effects on the chemistry of stemflow, bark and epiphyte tissues in three oak woodlands in NW. Britain. - *New phytologist* 188: 441-451

- Frahm J. P. (2008): Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). - *Biodiversity and Conservation* 17: 277-284.
- Galloway J. N (1995): Acid deposition: perspectives in time and space. - *Water, Air, and Soil Pollution* 85: 15-24.
- Glime J. M., Wetzel R. G. & Kennedy B. J. (1982): The effects of bryophytes on succession from alkaline marsh to *Sphagnum* bog. - *American Midland Naturalist*. 108: 209-223.
- Glime J. M. & Vitt D. H. (1984): The physiological adaptation of aquatic Musci. - *Lindbergia* 10: 41-52.
- Güsewell S. & Koerselman W. (2002): Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. - *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5: 37-61.
- Hájková P., Hájek M. & Kintrová K. (2009): How can we effectively restore species richness and natural composition of a *Molinia* invaded fen? - *Journal of Applied Ecology* 46: 417-425.
- Heilen E. R. & Vitt D. H. (2003): Patterns of Rarity in Mosses of the Okanogam Highlands of Washington State: An Emerging Coarse Filter Approach to Rare Moss Conservation. - *The Bryologist* 106: 34-52.
- Herben T. & Söderström L. (1992): Which habitat parameters are most important for persistence of bryophyte species on patchy, temporary substrates? - *Biological Conservation* 59: 121-126.
- Hradílek Z. (2008): *Tetraphidaceae*. In: Kučera J. (ed.), *Mechorosty České republiky—on-line klíče, popisy a ilustrace*. <<http://botanika.bf.jcu.cz/bryoweb/klic/>>.
- Ingerpoo N., Vellak K. & Möls T. (2007): Growth of *Neckera pennata*. - *The Bryologist* 107: 293-301.
- IUCN (2001): IUCN Red List Categories and Criteria. Version 3.1. - IUCN, Gland.
- Judd W. S., Campbell Ch. S., Kelloqq E. A., Stevens P. F. & Donoghue M. J (2008): *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. - Sinauer Associates, Inc. U.S.A. p.1-12.

- Kimmerer R. W. (1991): Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* II. Differential success of sexual and asexual propagules. - *Bryologist* 94: 284–288.
- Kooijman A. M. (1992): The decrease of rich fen bryophytes in the Netherlands. - *Biological Conservation* 35: 139-143.
- Kooijman A. M. (1993a): On the ecological amplitude of four mire bryophytes: a reciprocal transplant experiment. - *Lindbergia* 18: 19-24.
- Kooijman A. M. (1993b). Causes of the replacement of *Scorpidium scorpioides* by *Calliergonella cuspidata* in eutrophicated rich fens. 2. Experimental studies. - *Lindbergia* 18: 123-130.
- Kooijman A. M. & Bakker C. (1994): The acidification capacity of wetland bryophytes as influenced by simulated clean and polluted rain. - *Aquatic Botany* 48: 33-144.
- Kooijman A. M., Beltman B. & Westhoff V. (1994): Extinction and reitroduction of the bryophyte *Scorpidium scorpioides* in a rich-fen spring site in the Netherlands. - *Biological Conservation* 69: 87-96.
- Kooijman A. M. & Bakker C. (1995): Species replacement in the bryophyte layer in mires: the role of water type, nutrient supply and interspecific interactions. - *Journal of Ecology* 83: 1-8.
- Kooijman A. M. & Westhoff (1995): Variation in habitat factors and species composition of *Scorpidium scorpioides* communities in NW-Europe. - *Plant Ecology* 117: 133-150.
- Kučera J. & Váňa J. (2005): Seznam a červený seznam mechorostů České republiky. - *Příroda* 23: 1-102.
- Kuusinen M. & Penttinen A. (1999): Spatial Pattern of the Threatened Epiphytic Bryophyte *Neckera Pennata* at Two Scales in a Fragmented Boreal Forest. - *Ecography* 22: 729-735
- Laaka S. (1992): The threatened epixylic bryophytes in old primeval forests in Finland. - *Biological Conservation* 59: 151-154.
- Laaka-Lindberg S. (2000): Substrate preference and reproduction in *Lophozia silvicola* (Hepaticopsida) in southern Finland. - *Annales Botanici Fennici* 37: 85-93.

- Laaka-Lindberg S., Hedderson T. A. J. & Longton R. E. (2000):
Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. -
Lindbergia 25: 78-84.
- Laaka-Lindberg S., Korpelainen H. & Pohjamo M. (2003): Dispersal
of asexual propagule in bryophytes. - *Journal of Hattori
Botanical Laboratory* 93: 319-330.
- Longton R.E. (1992): Reproduction and rarity in British mosses. -
Biological Conservation 59: 89-98.
- Mälson K. & Rydin H. (2007): The regeneration capabilities of
bryophytes for rich fen restoration. - *Biological Conservation*
135: 435-442.
- Nihlgård B. (1970): Precipitation, its chemical composition and effect
on soil water in a beech and a spruce forest in south Sweden. -
Oikos 21: 208-217.
- Nordén U. (1991): Acid deposition and throughfall fluxes of elements
as related to tree species in deciduous forests of south Sweden. -
Water Air Soil Pollut 60: 209-230.
- Pohjamo M. & Laaka-Lindberg S. (2004): Demographic population
structure in the leafy hepatic *Anastrophyllum hellerianum* (Nees
ex Lindenb.) R. M. Schust. – *Plant Ecology* 170: 73-481.
- Pohjamo M. & Laaka-Lindberg S. (2003): Reproductive modes in a
leafy hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. - *Perspectives in
Plant Ecology, Evolution and Systematic* 6: 159-168.
- Pohjamo M., Laaka-Lindberg S., Ovaskainen O., Koperlainen H.
(2006): Dispersal potential of spores and asexual propagules in
the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. -
Evolutionary Ecology 20: 415-430.
- Rydin H. (1997): Competition among bryophytes. - *Advances in
Bryology* 6: 135-168.
- Allendorf F. W. & Lundquist L. L. (2003): Introduction: Population
Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. -
Conservation Biology 17: 24-30.

- Schneider, M.J & Sharp, A. J. (1962): Observations on the reproduction of the gametophyte of *Tetraphis pellucida* in culture. - *The bryologist* 65: 154-166.
- Sjörs H. & Gunnarsson U. (2002): Calcium estimation and pH in northern and central Swedish mire waters. - *Journal of Ecology* 90: 650-657.
- Södeström L & During H. J. (2005): Bryophyte rarity viewed from perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. - *Journal of Bryology* 27: 261-268
- Söderström L., Hallingbäck T., Gustafsson L., Cronberg N. & Hedenäs L. (1992): Bryophyte conservation for the future. - *Biological Conservation* 59: 265-270.
- Söderström L. (2006): Conservation biology of Bryophytes. - *Lindbergia* 31: 24-32.
- Snäll T, Hagström A., Ruldolphi J. & Rydin H. (2004): Distribution pattern of epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales- importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. - *Ecography* 27: 757-766
- Snäll T., Ehrlén J. & Rydin H. (2005): Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. - *Ecology* 86: 106-115.
- Stammel B., Kiehl K. & Pfadenhauer J. (2003): Alternative management on fens: response of vegetation to grazing and mowing. - *Applied Vegetation Science* 6: 245-254.
- Štechová T. & Kučera J. (2007): The requirements of the rare moss, *Hamatocaulis vernicosus* (*Calliergonaceae*, Musci), in the Czech Republic in relation to vegetation, water chemistry and management. - *Biological Conservation* 135: 443-449
- Štechová T., Hájek M., Hájková P. & Navrátilová J. (2008): Comparison of habitat requirements of the mosses *Hamatocaulis vernicosus*, *Scorpidium cossonii* and *Warnstorfia exannulata* in different parts of temperate Europe. - *Preslia* 80: 399-410.

- Štechová T. & Štech M. (2007): Ohrožené mechorosty rašelinišť České republiky. - Zprávy České botanické společnosti 22: 113-117.
- Váňa J. (2005): *Lophoziaceae*. - In: Kučera J. (ed.), Mechorosty České republiky–on-line klíče, popisy a ilustrace. <<http://botanika.bf.jcu.cz/bryoweb/klic/>>.
- Vellak K. (2007): Reason for moss rarity: Study in three neighbouring countries. - Biological Conservation 135: 360-368.
- Waughman G. J. (1980): Chemical aspects of the ecology of some South German peatlands. - Journal of Ecology 68: 1025-46.
- Wiklund K. (2002): Substrate preference, spore output and temporal variation in sporophyte production of epixylic moss *Buxbaumia viridis*. - Journal of Bryology 24: 187-195.
- Wiklund K. (2003): Phosphorus concentration and pH in decaying wood establishment of the red-listed moss *Buxbaumia viridis*. - Canadian Journal of Botany 81: 541-549.
- Wiklund K. & Rydin H. (2004). Colony Expansion of *Neckera pennata*: Modelled Growth Rate and Effect of Microhabitat, Competition and Precipitation. The Bryologist 107: 293–301