

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Faktory ovlivňující populační dynamiku
poloparazitické rostliny
kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*)**

Diplomová práce

Petr Blažek

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2011

BLAŽEK P. (2011): Faktory ovlivňující populační dynamiku poloparazitické rostliny kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*). [Factors affecting population dynamics of the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. Mgr. Thesis, in Czech.] – 43 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Populations of the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor* are declining recently. I examined several possible factors that could limit the *R. minor* distribution. Particularly, using field experiments, I examined whether *R. minor* is dispersal limited, how it responds to early mowing, and whether its seeds can form a persistent seed bank.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 14. prosince 2011

.....

Poděkování

Děkuji Šuspovi za vedení práce, Siny J. ter Borg za komentáře k metodice, Zuzce, Áje a Elišce za pomoc v terénu, panu Benešovi ze Školního zemědělského podniku Jihočeské univerzity a soukromým zemědělcům panu Plánskému ze Slavče, panu Kamlachovi z Lipí a panu Královi z Chvalšín za spolupráci při kosení pokusných ploch.

Seznam zkratk

AEO	agoenvironmentální opatření
ČR	Česká republika
EU	Evropská unie
Evidence	Evidence využití zemědělské půdy podle užívatelských vztahů (také LPIS – Land Parcel Identification System)
k. v.	kokrhel větší (uvedený zdroj pojednává o kokrheli větším)
Kap.	kapitola
LFA	less-favoured area (horské a ostatní méně příznivé oblasti)
OOP	orgán ochrany přírody (ve smyslu zákona 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny)
TP (TTP)	(trvalý) travní porost
úspěšnost přechodu	úspěšnost přechodu ze semene na dospělou rostlinu
ZCHÚ	zvláště chráněné území (pro účely AEO ve smyslu zákona 114/1992 Sb. a navíc ochranná pásma národních parků a ptačí oblasti)

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Problematika	1
1.2 Hospodaření na loukách a pastvinách	1
1.2.1 Zemědělské postupy na travních porostech	1
1.2.2 Vývoj hospodaření na travních porostech.....	3
1.3 Kokrhel menší	6
1.3.1 Obecný popis druhu	6
1.3.2 Produkce a šíření semen.....	6
1.3.3 Semenná banka, klíčení, chladová stratifikace.....	8
1.3.4 Vztahy ve společenstvu, populační dynamika	9
1.3.5 Reakce na zemědělské postupy	11
1.4 Cíle práce	13
2 Metodika	13
2.1 Uchycování na neobsazených lokalitách	13
2.2 Reakce na časnou seč.....	14
2.2.1 Lokalita Hejdlov	14
2.2.2 Regenerace	16
2.2.3 Dozrávání plodů	17
2.3 Semenná banka.....	19
3 Výsledky	21
3.1 Uchycování na neobsazených lokalitách	21
3.2 Reakce na časnou seč.....	24
3.2.1 Regenerace	24
3.2.2 Dozrávání plodů	26
3.3 Semenná banka.....	27
4 Diskuze a závěr	29
4.1 Uchycování na neobsazených lokalitách	29
4.2 Reakce na časnou seč.....	30
4.2.1 Regenerace	30
4.2.2 Dozrávání	31
4.2.3 Syntéza	32
4.3 Semenná banka.....	33
4.4 Shrnutí, praktické aplikace.....	35
4.5 Závěr	36
5 Použité zdroje.....	37
5.1 Odkazy	37
5.3 Odborná literatura.....	38

1 Úvod

1.1 Problematika

Populace luční poloparazitické rostliny kokrhele menšího v současné době ustupují z krajiny. Příčiny však zatím nejsou úplně jasné. Hlavní důvody ústupu kokrhele budou zřejmě spojené se změnou hospodaření na loukách a pastvinách (biotopy jeho výskytu), která může přímo vést k populačním poklesům na jednotlivých lokalitách, i se změnou využívání krajiny, která vede k narušení metapopulační struktury. Mnohé úvahy zůstávají ale pouze v teoretické rovině a nejsou podloženy daty. V této práci bych chtěl získat data pro dosud neuspokojivě objasněné chování kokrhele v citlivých fázích jeho životního cyklu.

1.2 Hospodaření na loukách a pastvinách

Abych mohl hodnotit reakci kokrhele na způsob hospodaření na loukách a pastvinách a na jeho změnu, je nejprve potřeba popsat hlavní zemědělské postupy, které se na nich provádějí, a jejich vývoj v nedávné historii. Informace uváděné v následující podkapitole (Kap. 1.2.1) jsem čerpal především z učebních textů zemědělsky zaměřených fakult dvou českých univerzit (ODKAZ 1 a 2) a MLÁDEK et al. (2006).

1.2.1 Zemědělské postupy na travních porostech

V zemědělské terminologii se louky a pastviny nazývají travní porosty (TP). Mohou být trvalé (TTP, neorají se 5 a více let) nebo dočasné. Základním způsobem ošetřování TP je sečení. Seče se zpravidla rotačními sekačkami ve výšce (3 –) 4 – 7 (– 10) cm. TP se v ČR sečou podle živinových a vlhkostních podmínek stanoviště 1 – 3 (– 5) × ročně. Se zvyšováním četnosti sečí se 1. seč, která představuje většinu produkce, posouvá na dřívější termín. Při tom se zvyšuje kvalita píce (vyšší obsah dusíkatých látek, nižší obsah vlákniny, nižší podíl odumírající hmoty, lepší stravitelnost), ale snižuje se výnos. Výsledný režim sečení je tedy kompromisem mezi kvalitou a výnosem píce a závisí také na podmínkách prostředí (např. v místech s přirozeně nízkou produkcí nemá smysl sekat častěji) a na způsobu zpracování píce (jiné požadavky na kvalitu sena, siláže nebo přímo zkrmované píce). Produkci i kvalitu píce lze zvýšit hnojením (statkovými nebo minerálními hnojivými) nebo doséváním kulturních travin a jetelovin (přesev, přísev). Na takto upravených porostech lze zavést vyšší frekvenci sečení.

Optimálním termínem 1. seče u 1 – 2 sečných TP je doba začátku až průběhu kvetení dominantních druhů trav (začátek června – červenec), kdy se maximálně využije produkce porostu. U intenzivně využívaných 3 – 5 sečných porostů je optimální doba okolo začátku metání dominantních druhů trav (druhá polovina května), kdy je lepší kvalita píce. Hnojení fosforem a draslíkem se přizpůsobuje jejich obsahu v půdě, jejich množství se na základě půdního rozboru doplňuje na požadovanou hodnotu. Dusíkem se hnojí především podle očekávané produkce. Při

produkci 1 t sušiny odčerpá porost přibližně 7 – 20 kg dusíku (a i další živiny), který je potřeba do půdy vrátit. Dávka dusíku se sníží o 20 % za každých 10 % obsahu jetelovin. Zohledňuje se také spád dusíku z atmosféry a vyplavování dusíku z půdy. Navíc je hnojení závislé na podmínkách prostředí, nejlépe přídatek hnojiva využívají porosty na mezofilních a mezotrofních stanovištích. Roční výnos sena je asi 0,5 – 4 t / ha u nehnojených TP, 3,5 – 8 t / ha u hnojených TP. Průměrný výnos sena z TTP v letech 2005 – 2010 byl 3,2 t / ha (ODKAZ 3).

Součástí hospodaření na TTP může být i tzv. obnova. Úplná obnova zahrnuje zaorání nekulturního porostu, úpravu stanovištních podmínek (aplikace herbicidu, vápnění, zarovnaní terénu diskováním) a založení nového travního porostu do krycí plodiny (oves), která usnadňuje úspěšný vývoj podsevu. Úplná obnova se dnes pro vysoké náklady provádí jen zřídka. Mírnější formy obnovy zahrnují tzv. přísev, kdy se osivo zapravuje do drnu, který je narušován diskováním až frézováním. V přirozeně narušeném drnu (např. v důsledku vysokého zatížení zvířaty) se používá tzv. přesev, kdy se osivo volně rozsívá na uvláčený porost a následně se válí.

Pokosenou píci je potřeba uchovat do zimních měsíců, kdy bude použita jako krmivo pro dobytek. Tradičně se sklizená biomasa skladuje v podobě sena, moderní formou konzervace je siláž nebo spíše senáž. Při výrobě sena se po pokosení píce nechá ležet na louce, dokud úplně nevyschne (podíl sušiny 75 – 85 %), při tom se několikrát otáčí. Sušení sena je technologicky nenáročné, ale dochází při něm kvůli aerobním rozkladným procesům k významným ztrátám živin a relativnímu zvýšení podílu vlákniny. Při silážování / senážování se biomasa nechává jen krátce zavadnout (0 – 2 dny), aby obsah sušiny dosáhl 35 – 45 % (siláž) nebo 45 – 65 % (senáž). Poté se biomasa odváží, pěchuje a neprodyšně utěsňuje, aby se docílilo anaerobních podmínek. Po krátké době mléčného kvašení se hmota ustálí při zachování významně vyššího množství živin a lepší stravitelnosti než při výrobě sena. Při konzervaci biomasy z TTP převažuje senážování, protože má sklizená biomasa nedostatek zkvasitelných cukrů pro výrobu siláže. Nejrozšířenější podobou senáže jsou balíky obalené neprodyšnou fólií. Dalšími podobami senáže nebo siláže jsou silážní vaky, silážní jámy nebo věžová sila. Ke krmení skotu se však přednostně používá kukuřičná siláž jak pro vysoké hektarové výnosy, tak pro její vysokou pícninářskou kvalitu.

Nejčastěji paseným hospodářským zvířetem je skot, dále se pasou často koně, ovce, kozy a výjimečně i prasata, přičemž každé zvíře má svá specifika. Pastva skotu může být buď kontinuální, kdy jsou zvířata po dlouhou dobu (2 – 6 měsíců) na jedné ploše, a rotační, kdy je pastevní areál rozdělen na oplůtky. V nich se střídá období vypásání s obdobím klidu pro obrůstání a dobytek se přehání na dosud nevypasené oplůtky. Doba obrůstání je závislá na ročním období (např. květen: 15 – 20 dnů, srpen 30 – 40dnů), dobu vypásání určuje zemědělec velikostí oplůtky a množstvím dobytka. Podle doby vypásání se rotační pastva rozděluje na honovou (10 – 30 dní), oplůtkovou (3 – 6 dní) a dávkovou (1 den). Během pastevního období, které u nás může být dlouhé 80 – 200 dní, se stihne obvykle 3 – 6 pastevních cyklů (kolikrát se dobytek vrátí do

stejného oplůtku). Vzhledem k rychlejšímu obrůstání porostu na začátku vegetačního období je možné využít k pastvě jen část oplůtků a zbylou plochu jednou posekat a píci využít ke konzervaci. Kromě toho, že jsou pastviny kvůli přítomnosti dobytka přirozeně úživnější než louky, lze je také přihnojovat. V závislosti na všem popisovaném a na podmínkách prostředí se liší intenzita vypasení, výnosy píce a ztráty (pošlapání biomasy, nedopasky), 1 ha pastviny může uživit 1 – 5 velkých dobytčích jednotek (1 velká dobytčí jednotka (VDJ) = 500 kg živé váhy ~ 1 dospělá kráva).

1.2.2 Vývoj hospodaření na travních porostech

Člověk svou činností v historii měnil strukturu krajiny. Jedním z jeho výtvorů jsou louky a pastviny. Přestože začaly vznikat již v mladší době kamenné (ISSELSTEIN et al. 2005), v podobě, jakou známe dnes, se ve větší míře začaly rozvíjet až v 18. století se zákazem lesní pastvy (MLÁDEK et al. 2006). Vytvořila se na nich druhově bohatá společenstva (co se týče rostlin i živočichů), která jsou na lidské činnosti závislá a bez ní by zanikla (ISSELSTEIN et al. 2005).

Pastviny sloužily přímo k obživě dobytka, louky k výrobě sena pro krmení zvířat v zimě. Tradičně se páslo na tzv. obecních pastvinách, na kterých nedocházelo k regulaci zatížení (ISSELSTEIN et al. 2005). V období rychlého růstu vegetace (květen, červen) tedy dobytek zdaleka nestíhal využít veškerou produkci, zatímco v období pomalého růstu (léto, podzim) byly pastviny až přetěžovány. Louky se sekaly ručně kosou 1 – 2 × ročně a píce se konzervovala výhradně v podobě sena. Často se zapomíná, že se louky také hnojily, ale jen statkovými hnojivy a v malé míře (MLÁDEK et al. 2006).

Během 20. století se zvýšila potřeba zemědělské produkce a proto v celé Evropě docházelo ke změnám zemědělských technologií a využívání krajiny. Scelovaly se pozemky a louky a pastviny byly přeměňovány na ornou půdu, čímž se výrazně snižovalo jejich množství (v letech 1920 – 1989 ubylo 30 % rozlohy TTP; SKLENIČKA 2002, ODKAZ 4). Intenzifikovalo se hospodaření na nich, a na nejméně příznivých místech se od hospodaření upouštělo. Luk, které byly udržovány tradičním způsobem, zůstalo jen velmi malé množství. Intenzifikace obnášela aplikaci vyšších dávek hnojiv, hnojení minerálními hnojivy, úpravu pH vápněním, dosévání produkčních druhů, vyšší frekvenci sečení a jeho mechanizaci a soustředění do kratšího období, výrobu siláže a senáže, vyšší zatížení pastvin, někdy také obnovu nebo odvodnění (HOPKINS et al. 1999, HODGSON et al. 2005, ISSELSTEIN et al. 2005). Tyto změny měly negativní vliv na druhovou rozmanitost rostlin i živočichů. Kromě přímého dopadu na přežívání druhů má intenzifikace hospodaření také nepřímý vliv přes změnu struktury krajiny (SKLENIČKA 2002, ZECHMEISTER et al. 2003, HODGSON et al. 2005, ISSELSTEIN et al. 2005, MLÁDEK et al. 2006, PYWELL et al. 2007). Scelování pozemků a úbytek travních porostů způsobily, že se v krajině vyskytují velké, uniformně obhospodařované a velmi izolované (funkčně nepropojené) fragmenty

luk. I druhům, kterým používané zemědělské postupy přímo nevadí, se zvyšuje riziko vymření v důsledku narušené metapopulační struktury (podle KIVINIEMI 2008). U nás je zvykem svádět změny ve způsobu hospodaření v krajině na tehdejší totalitní režim, avšak „západní“ zahraniční literatura ukazuje, že k nim docházelo po celé Evropě bez ohledu na politický systém.

Okolo roku 1990 se změnila situace v zemědělství, produkce potravin přesáhla spotřebu a snížila se potřeba intenzivní zemědělské výroby (HODGSON et al. 2005). Pokles v množství TTP v Evropě výrazně zmírnil, v ČR jich dokonce mírně přibývá (v letech 1989 – 2008 přibylo 18 % rozlohy TTP, čímž se téměř dosáhlo stavu z roku 1960; ODKAZ 4 a 5). Od té doby také výrazně poklesly stavy skotu a stále stoupá jeho užitkovost (i když zvýšení dojivosti kompenzuje pokles stavu dojnic jen částečně; ODKAZ 5). Jak skotu ubývá a vyžaduje kvalitnější píci, než lze získat z TP, ty přestávají plnit svou produkční funkci (ISSELSTEIN et al. 2005, ABRAHAM & KOVÁŘOVÁ 2007). Seno se tak stává vedlejším produktem, u kterého se namísto pícinářského využití začíná uvažovat např. o využití energetickém (ABRAHAM & KOVÁŘOVÁ 2007). Aby se zabránilo upouštění od hospodaření a zachovaly se alespoň mimoprodukční funkce TP (krajinotvorná, půdoochranná, zachování biodiverzity), začala Evropská Unie i jednotlivé členské státy formou dotací podporovat zemědělce při jakémkoliv hospodaření (tzv. *flat-rate payments*, platby na plochu). K tomu přistupují další platby, které podporují zemědělce hospodařící v horských a méně příznivých oblastech (tzv. *less-favoured areas*, LFA), a ty, kteří se do určité míry vzdají intenzivních způsobů hospodaření (tzv. *agri-environmental schemes*, agroenvironmentální opatření, AEO; COULSON et al. 2001, HODGSON et al. 2005, ISSELSTEIN et al. 2005, MLÁDEK et al. 2006, ODKAZ 6 a 7).

Možnost regulace hospodaření na travních porostech pomocí zemědělských dotací lze shrnout následovně. Pro jakýkoliv travní porost lze žádat o platbu na plochu s jedinou podmínkou, a to že výška porostu po 31. říjnu bude nižší než do 30cm. V horských a méně příznivých oblastech lze žádat o další dotaci s podmínkou alespoň jednoho spasení nebo alespoň dvou sečí v termínech do 31. července a do 31. října. Mimo zvláště chráněná území (ZCHÚ) lze žádat o dotace AEO s obdobnými podmínkami jako v horských oblastech, v ZCHÚ jsou podmínky AEO daleko podrobnější, umožňující nastavit rozsah hnojení a termíny sečí přímo požadavkům konkrétních lokalit (Pozn. 1; ODKAZ 6 a 7).

Zejména u plateb na plochu jde především o podporu zemědělské produkce, jejich význam pro ochranu přírody je diskutabilní. Ani AEO nedovedou vždy ochránit přírodní hodnoty a obnovit původní druhovou bohatost (COULSON et al. 2001, ZECHMEISTER et al. 2003, HODGSON et al. 2005, MLÁDEK et al. 2006, PYWELL et al. 2007). Systém dotací je nástroj motivující zemědělce k dobrovolnému rozhodnutí pro stanovené postupy. Pokud se zemědělec rozhodne nepožádat o dotaci AEO, může např. i v ZCHÚ provádět obnovu travního porostu (kterou podmínky AEO vylučují), pokud to přímo nevylučují předpisy v sektoru ochrany přírody a

krajiny. Navíc jsou dotační podmínky často málo podrobné. Vůbec neřeší způsob sklizně (seno / siláž), pouze povinnost biomasu odklidit, rovněž maximální počet sečí není stanoven a podmínky lze splnit i při vyšším počtu sečí, příliš časně první seči a při velkoplošné seči (MLÁDEK et al. 2006).

Poznámka 1: Systému zemědělských dotací v České Republice se kromě příslušné legislativy věnují přehledné dokumenty vydané orgány státní správy (ODKAZ 6 a 7). Zde se pokusím stručně shrnout podmínky pro získání dotací na údržbu trvalých travních porostů (TTP) s důrazem na termíny sečí a hnojení potenciálních lokalit kokrhle menšího.

Pro získání Jednotné platby na plochu (SAPS, fond EU) je potřeba TTP zemědělsky obhospodařovat, tzn. zajistit výšku porostu k 31. říjnu nižší než 30 cm. K tomuto přistupovaly ještě Národní doplňkové platby (Top-Up, fond ČR) se stejnými podmínkami, jejichž poskytování na zemědělskou půdu bylo od roku 2011 zrušeno. Splnění podmínek lze dosáhnout libovolným počtem sečí nebo pastvou. Součástí zemědělského obhospodařování TTP může být i tzv. obnova porostu, tzn. zorání plochy a vysetí nového porostu, avšak nejvýše jednou za pět let.

V horských a méně příznivých oblastech (tzv. *less-favoured areas*, LFA) a oblastech Natura 2000 lze žádat o kompenzaci ztížených podmínek. Oblasti jsou vymezeny v Evidenci využití zemědělské půdy podle užívatelských vztahů (tzv. LPIS, dále jen Evidence). Vymezení LFA je komplikované, v zásadě lze ale říci, že jde o území s nadmořskou výškou nad 500 – 600 m n. m., s vyšší svažitostí terénu nebo nízkou výnosností půdy. LFA tvoří přibližně 60 % rozlohy ČR a nachází se zde 80% TTP (ODKAZ 8). Travní porosty musí být alespoň jednou ročně spaseny nebo 2× ročně posečeny s termíny sečí do 31. července a do 31. října a výškou porostu po 31. říjnu do 30 cm. Oblasti Natura 2000 jsou vymezeny pouze na překryvu ptačí oblasti nebo evropsky významné lokality s 1. zónou národního parku nebo chráněné krajinné oblasti. Zde jsou podmínky hospodaření na travních porostech nastaveny stejně jako v LFA, navíc množství dusíku dodaného pastvou nesmí přesáhnout 30 kg N / ha / rok.

Posledním, zato nejpestřejším dotačním titulem jsou agroenvironmentální opatření (AEO, fond EU i ČR). Jejich naplňování se liší mezi zvláště chráněnými územími (ZCHÚ, zde navíc včetně ptačích oblastí a ochranných pásem národních parků) a volnou krajinou a jsou nadřazené předchozím dotačním titulům. Součástí AEO jsou dva základní tituly se základními požadavky na údržbu TTP (louky, pastviny) a několik titulů nadstavbových, které zohledňují specifické požadavky konkrétních lokalit. Nadstavbové tituly jsou vymezeny v Evidenci, kam je stanovil orgán ochrany přírody (OOP). Jsou vymezeny vždy pro ZCHÚ, některé výjimečně i ve volné krajině. V ZCHÚ si musí žadatel o dotaci zvolit vymezený nadstavbový titul, o výjimky nebo o změnu na základní titul musí žádat OOP. Ve volné krajině si žadatel volí základní titul, nadstavbový titul si může zvolit, je-li pro danou plochu vymezen. Podmínky pro hospodaření v rámci základních titulů louky nebo pastviny jsou obdobné jako v LFA. Louky je potřeba min. 2× ročně posekat, a to do 31. července a do 31. října, hnojení je omezené na 60 kg N / ha / rok včetně trusu paseného dobytka. Přepásání luk je povoleno po 15. srpnu, ale nenahrazuje druhou seč. Pastviny je potřeba min. 1× spást a po ukončení pastvy posekat nedopasky. Hnojení je omezené na 80 kg N / ha / rok z toho 5 – 55 kg z trusu paseného dobytka. Mulčování, obnova a přisev jsou v ZCHÚ vázány na souhlas OOP. Samozřejmostí je výška porostu po 31. říjnu do 30 cm.

Nadstavbových titulů AEO je 5 pro louky a 2 pro pastviny. Na loukách lze i ve volné krajině vymezit hnízdiště bahňáků, hnízdiště chřástala polního a trvale podmáčené a rašelinné louky. V ZCHÚ lze navíc vymezit i mezofilní a vlhkomilné louky a horské a suchomilné louky. Na pastvinách lze i ve volné krajině vymezit suché stepní trávníky a vřesoviště, v ZCHÚ navíc i druhově bohaté pastviny. Popíšu zde pouze tři nadstavbové tituly, na kterých by se mohl nejčastěji vyskytovat kokrhel menší. Žádný z nich ale nelze vymezit mimo ZCHÚ. Na druhově bohatých pastvinách je oproti základním pastvinám omezen pouze přísun živin, a to na 5 – 40 kg N / ha / rok z trusu paseného dobytka bez dalšího přihnojování. Na mezofilních a vlhkomilných loukách jsou v Evidenci dané tři varianty hnojení: hnojené, nehnojené, nehnojené s neposečenými pásy (vynechání hnojení nebo neposečených pásů je možné i tam, kde to není stanoveno, cena se zvyšuje) a tři varianty termínu první seče: do 30. června, do 31. července nebo mezi 15. červencem a 31. srpnem (změna možná se souhlasem OOP, cena zůstává stejná). Na horských a suchomilných loukách jsou podmínky obdobné jako na mezofilních a vlhkomilných loukách s termíny první seče: do 31. července, mezi 15. červencem a 31. srpnem nebo mezi 15. srpnem a 30. zářím.

Součástí AEO je také Ekologické zemědělství. To termíny seče nijak neomezuje, pouze deklaruje nepřetěžování pastvin a zakazuje produkci statkových hnojiv vyšší než 170 kg N / ha obhospodařované půdy.

Pro rok 2011 jsou stanoveny následující výše plateb. SAPS: 4690 Kč / ha (Top-Up 2010: 514 Kč / ha), LFA: 2360 – 3940 Kč / ha, Natura 2000: 2810 Kč / ha. AEO: základní louky 1880 Kč / ha, mezofilní a vlhkomilné louky a horské a suchomilné louky 2510 – 3760 Kč / ha podle varianty, základní pastviny 2810 Kč / ha, druhově bohaté pastviny 4240 Kč / ha (nejvyšší platba v rámci AEO je 10460 Kč / ha za podmáčené a rašelinné louky). Pro srovnání, náklady na údržbu TTP s dvěma sečemi se sklizní sena jsou min 5500 Kč / ha. Při hnojení, přisevu a vláčení náklady stoupnou i přes 7000 Kč / ha. Seno lze však jen stěží považovat za výtěžek, který by kryl náklady na jeho výrobu (ABRAHAM & KOVÁŘOVÁ 2007).

1.3 Kokrhel menší

1.3.1 Obecný popis druhu

Kokrhel menší (*Rhinanthus minor* L.) je poloparazitická bylina z čeledi *Orobanchaceae* (YOUNG et al. 1999, OLMSTEAD et al. 2001). Rostliny jsou 10 – 50 cm vysoké, větvené nebo nevětvené, se vstřícnými listy. Žluté trubkovité květy jsou uspořádané v hroznovitých květenstvích na hlavním vrcholu nebo na bočních větvích s 1 – 20 květy na rostlině. (Obr. 1; SLAVÍK 2000, WESTBURY 2004).



Obrázek 1: Kokrhel menší

V rámci druhu lze rozlišit několik morfologicky a fenologicky odlišných typů. Na jedné straně je to typ, který kvete časněji (květen a červen), má velmi málo lodyžních článků (4 – 6) a má nanejvýš krátké nekvetoucí větve. Na druhé straně je to typ, který kvete i o několik týdnů později (červen až září), má více lodyžních článků (až 20) a je bohatě větvený. Mezi těmito krajními typy je celá řada přechodných typů, vnitropopulační variabilita je však obvykle nízká (TER BORG 1985, SLAVÍK 2000, WESTBURY 2004).

Kokrhel menší roste zejména na loukách, ale také na pastvinách a okrajích lesů a cest. Roste na sušších i vlhčích místech, ne však příliš podmáčených (TER BORG 1985). Druh byl v minulosti hojný (KUČEROVÁ 1974, SLAVÍK 2000), v současné době po celé Evropě ubývá (AMELOOT et al. 2006) a populace přežívají zpravidla na místech s méně intenzivním hospodařením (vlastní pozorování).

Ostatní druhy kokrhele mají podobný vzhled i biologii a potýkají se s podobnými existenčními problémy. Velmi podobné ekologické nároky má blízce příbuzný kokrhel větší (*R. major* L., v zahraniční literatuře uváděný pod synonymy *R. angustifolius* C. C. GMEL. nebo *R. serotinus* (SCHÖNH.) OBORNY; DUCARME et al. 2010, DUCARME & WESSELINGH 2010) a výsledky experimentů na tomto druhu lze rozumně použít i pro kokrhel menší (všechny takové případy jsou označeny „k. v.“). Výsledky experimentů na ostatních druzích je nutné pro kokrhel menší interpretovat velmi opatrně.

1.3.2 Produkce a šíření semen

Plodem je až 1,2 mm dlouhá, smáčknutá tobolka, která puká dvěma šterbinami. Semena jsou 4 – 5 mm dlouhá plochá s až 1 mm širokým křídlatým lemem (SLAVÍK 2000, WESTBURY

2004). Plody obsahují v průměru okolo 10 semen (TER BORG 1985 k. v., VAN HULST et al. 1987, KELLY 1989, WESTBURY 2004). Počet semen na rostlinu se mezi jednotlivými studii velmi různí (20 – 170), protože rostliny nesou různý počet plodů v závislosti na fenologickém typu a podmínkách prostředí (VAN HULST et al. 1987, KELLY 1989, WESTBURY 2004).

Plody dozrávají od začátku června v závislosti na klimatických podmínkách a fenologickém typu (WESTBURY 2004) a jsou schopné ve značné míře dozrát i během 3 – 4 dnů po useknutí rostlin (SMITH et al. 1996b). Po puknutí tobolek v nich semena zůstávají, dokud nejsou vytřesena větrem, procházející zvěří či dobyt看 nebo zemědělskou technikou (WESTBURY 2004). Blanitý lem má zřejmě napomáhat šíření větrem, semena jsou ale pro tento způsob šíření těžká a lem příliš malý (VAN HULST et al. 1987). Samovolně se obvykle nešíří dál než do vzdálenosti 0,3 – 0,7 m, ve směru převládajícího větru až 1,3 m (TER BORG 1985, COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003). Endozoochorní šíření (v trusu dobytka) nebylo zjištěno (COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003). Šíření semen epizoochorně (v srsti nebo na kopytech dobytka) podle BULLOCK et al. (2003) také nebylo pozorováno. KIVINIEMI & ERIKSSON (1999) ale zjistili, že i když většina semen ze srsti skotu opadá do 2 minut, nepatrné množství semen se může v srsti udržet i několik desítek minut (max. 45 min).

Šíření semen významně zvyšuje zemědělská technika. Ve směru sečení se semena běžně šíří do vzdálenosti 2 – 3 m a dovedou překonat i vzdálenost 10 m (TER BORG 1985, BULLOCK et al. 2003). Semena jsou sekací technikou buď přímo vymršťována, nebo na ní díky jejich plochému tvaru snadno ulpívají a později opadávají (STRYKSTRA et al. 1997 k. v., COULSON et al. 2001, BULLOCK et al. 2003). Byl zaznamenán i přenos nezanedbatelného množství semen přichycených na sekací technice mezi loukami (STRYKSTRA et al. 1997 k. v.). Semena se také šíří při obracení a odvozu sena (podle COULSON et al. 2001).

Jednou z možných příčin ústupu kokrhel by mohla být fragmentace krajiny (KIVINIEMI 2008). Protože se kokrhel na dlouhé vzdálenosti šíří velmi omezeně, nemusí být schopen překonat velké vzdálenosti mezi izolovanými fragmenty vhodných habitatů. Může se tak stát, že na mnohých loukách kokrhel neroste proto, že na ně po náhodném vymřeni nedovedl opět domigrovat (tzv. *dispersal limitation*; MÜNZZBERGOVÁ 2004), namísto toho, že na nich nebyl schopen dlouhodobě přežít (tzv. *habitat limitation*; MÜNZZBERGOVÁ 2004). Zda jsou druhy omezovány nedostatečnou šířitelností, se zjišťuje pomocí vysévacích experimentů. Za důkaz *dispersal limitation* se považuje úspěšné uchycení rostliny na neobsazeném stanovišti (TURNBULL et al. 2000, COULSON et al. 2001, MÜNZZBERGOVÁ 2004, EHRLÉN et al. 2006, VÍTOVÁ & LEPŠ 2011). Pro kokrhel menší jsem takový experiment provedl ve své bakalářské práci (BLAŽEK 2009). Protože ale z výsledků jednoletého pozorování lze jen těžko usuzovat, zda druh na lokalitě přežije či nikoliv (TURNBULL et al. 2000), pokusím se úspěšnost uchycení kokrhel vyhodnotit znovu na základě dalšího roku pozorování v této práci.

1.3.3 Semenná banka, klíčení, chladová stratifikace

Často se píše, že kokrhel menší má pouze přechodnou semennou banku (VAN HULST et al. 1987, SMITH et al. 1996a, COULSON et al. 2001, SMITH et al. 2002, BULLOCK et al. 2003, MAGDA et al. 2004). To znamená, že semena zůstávají dormantní pouze do jara následujícího roku, kdy všechna vyklíčí. V půdě by tak ale nezůstávala žádná semena, která by mohla kompenzovat případné selhání produkce semen v daném roce. PONS (1991) však zjistil, že v prvním roce vyklíčí přibližně 50 % semen, v druhém roce dalších 20 % a i ve třetím roce zůstávají některá semena živá a schopná klíčení. TER BORG (1985 různé druhy) odhaduje podíl semen, která jsou schopná klíčit později než v prvním roce, na max. 10 %. I další studie potvrzují vytrvalou semennou banku, přičemž maximální životnost semen může být až 4 roky (THOMPSON et al. 1997). Přesto, že některé studie potvrzují vytrvalou semennou banku, do několika málo dalších let přežívá jen omezené množství semen. To, že do příštích let zůstává jen malá zásoba semen v půdě, je pro jednoletou rostlinu s nízkou schopností šíření velmi neobvyklá vlastnost (VAN HULST et al. 1987), která způsobuje značnou závislost na každoroční úspěšné produkci semen (COULSON et al. 2001, WESTBURY 2004). KELLY (1989) na základě svých výsledků navrhl, že by velké množství semen mohlo zůstat dormantních po velmi suchém jaru. To by byla výhodná adaptace na případné selhání produkce semen v suchém roce, nedovedla by ale vyrovnat ztrátu produkce semen způsobenou posečením louky před dozráním plodů.

Semena klíčí po 2 – 3 měsících chladové stratifikace při teplotách mezi 0 – 6 °C (GIBSON & WATKINSON 1991, WESTBURY 2004, TER BORG 2005). TER BORG (2005) provedla sérii laboratorních pokusů, ve kterých detailně zkoumala reakci různých druhů kokrhele na změny teploty v období okolo počátku klíčení. Klíčivost semen kokrhele menšího původem z Holandska zpravidla dosahovala při stálé teplotě 2 – 5 °C téměř 100 %. Semena začala klíčit po 10 – 11 týdnech, maximální klíčivosti dosáhla po 14 týdnech. Přenos semen ze 4 °C do vyšší teploty (8 – 20 °C) v době okolo počátku klíčení sice počátek klíčení urychlil, ale snížil celkovou klíčivost (přenos v osmém týdnu do 20 °C nastartoval klíčení o 2 týdny dříve a snížil klíčivost na 40 – 50 %, přenosy v pozdějších termínech a do nižších teplot měly menší efekt).

V navazujícím pokusu (bohužel provedeném pouze pro jiné druhy kokrhele) TER BORG (2005) zjistila, že semena, která napoprvé nevyklíčila kvůli přenosu do vyšší teploty, po návratu do 4 – 5 °C po několika týdnech (více než napoprvé) doklíčila do původní nebo dokonce vyšší klíčivosti. Kokrhel větší začal klíčit napoprvé po 9 týdnech (kontrola bez přenosu), po přenosu v šestém týdnu vyklíčilo napoprvé sotva 10 % semen, po přenosech v dalších termínech více. Po návratu do nízké teploty začala semena opět klíčit po 11 – 13 týdnech a dosáhla celkové klíčivosti přes 80 %. Kokrhel vysokohorský (*Rhinanthus glacialis*), kterému vyklíčilo okolo 65 % kontrolních semen (ve stále nízké teplotě), dosáhl po přenosu do vysoké teploty a následném návratu do nízké teploty dokonce vyšší celkové klíčivosti (okolo 80 %). Z výsledků lze usoudit,

že by mohla semenná banka vznikat jen v některých letech, a to po krátké, teplé zimě. Pokusil jsem se v této práci tuto hypotézu ověřit pro kokrhel menší v terénních podmínkách.

1.3.4 Vztahy ve společenstvu, populační dynamika

Kokrhel roste na místech s nižší hustotou vegetace a menším množstvím živin (vlastní pozorování; MATTHIES 1995 k. v., DAVIES et al. 1997). Při interpretaci prostých pozorování v přirozených populacích je ale třeba zvláštní opatrnosti – nemusí být totiž zřejmé, zda kokrhel může přežívat jen v místech s nižším množstvím biomasy, nebo zda je nižší množství biomasy důsledkem přítomnosti kokrhele jakožto parazita. Výsledky manipulativních experimentů však potvrzují obojí.

Poloparazitické rostliny mají funkční fotosyntetický aparát, ale svými kořeny se pomocí haustorií napojují na kořeny hostitelů, kde z xylému sají hlavně vodu a minerální látky (WATLING & PRESS 2001, WESTBURY 2004, PHOENIX & PRESS 2005). Bez napojení na hostitele přežívají jen dočasně a brzy hynou, protože jejich chudý kořenový systém nedokáže získat dostatek vody (podle VAN HULST et al. 1987, WATLING & PRESS 2001, WESTBURY 2004). Ukazuje se ale, že mohou touto cestou přijímat i významné množství asimilátů hostitele. Kokrhel menší má ve své biomase v průměru 56 % (6 – 90 %) uhlíku původem z hostitele (TĚŠITEL et al. 2010). Díky parazitismu snižuje kokrhel produkci celkové biomasy společenstva i o více než 50 % v závislosti na hustotě parazita (MATTHIES 1995 k. v., SEEL & PRESS 1996, DAVIES et al. 1997, PYWELL et al. 2004, CAMERON et al. 2008, MUDRÁK & LEPŠ 2010).

Uvádí se, že kokrhel není schopen růst při množství nadzemní biomasy překračujícím 600 g sušiny / m² (k. v.), optimální množství biomasy je do 300 g sušiny / m² (Pozn. 2, VAN HULST et al. 1987, DAVIES et al. 1997, SMITH et al. 2000, AMELOOT et al. 2006 k. v., HEJCMAN et al. 2011). Vysokou produkci těžko snáší především semenáčky, které se dosud dostatečně nenapojily na hostitele, a v silné konkurenci o světlo zpravidla uhynou (VAN HULST et al. 1987). Napojené rostliny již snáší zastínění dobře (HWANGBO & SEEL 2002) a přeživší rostliny dovedou díky dostatečné síle hostitelů dorůst větší výšky a ztráty způsobené zvýšenou mortalitou semenáčků kompenzovat vyšší plodností (VAN HULST et al. 1987, MUDRÁK & LEPŠ 2010). Příliš velkou mortalitu semenáčků už ale takto kompenzovat nelze. Při extrémně nízké hustotě vegetace (do 50 g sušiny / m²) už ale rostliny nenajdou dostatečné množství dostatečně silných hostitelů a také se zvyšuje mortalita semenáčků, která ale tentokrát není ničím kompenzována (VAN HULST et al. 1987).

Poznámka 2: 300 g sušiny / m² = 3 t sušiny / ha. 3 t sušiny / 0,85 (obsah sušiny v seně) = 3,5 t sena (Kap. 1.2.1). Při porovnávání hodnot množství biomasy je třeba si všimnout, zda autoři uvádí výnosy sena nebo hmotnost sušiny (toto má zanedbatelný vliv), a zda jde o množství roční nebo v první seči a kdy byla tato seč provedena (toto má významný vliv). Biologické studie zpravidla udávají hmotnost sušiny v době vegetačního optima, zemědělské studie zpravidla roční výnosy sena. První seč tvoří na dvousečné louce přibližně 2/3 celkového výnosu (ABRAHAM & KOVÁŘOVÁ 2007).

Vysoká mortalita semenáčků může být způsobena nejen mezidruhovou, ale také vnitrodruhovou konkurencí o světlo a o hostitele nebo také vnitrodruhovým parazitismem (VAN HULST et al. 1987, MUDRÁK & LEPŠ 2010). MUDRÁK & LEPŠ (2010) zjistili, že ve shlucích semenáčků s lokální hustotou přibližně 600 – 1600 semenáčků / m² byla mortalita semenáčků v období 22. dubna až konec června v průměru přibližně 25 %, zatímco při hustotě 200 – 550 semenáčků / m² se mortalita blížila nule. KELLY (1989) odhaduje mortalitu semenáčků v období mezi klíčením (březen) a květem na 65 a 86 % při hustotách 360 a 880 semenáčků / m². Mnohem vyšší mortalita zaznamenaná v druhé studii by mohla být vysvětlena časnějším termínem prvního sčítání semenáčků.

Kokrhel menší má široké spektrum hostitelů, dovede napadnout nejméně 50 různých druhů, přičemž jedna rostlina je obvykle napojena na 4 (1 – 7) druhy najednou. Z napadaných druhů patří většina mezi trávy (*Poaceae*) a bobovité (*Fabaceae*), ale napadány mohou být i druhy jiných čeledí (GIBSON & WATKINSON 1989, CAMERON et al. 2006). Hostitelské druhy se navíc liší svou kvalitou a ukazuje se, že bobovité jsou nejlepší hostitelé jak z pohledu produkce biomasy parazita, tak obsahu živin v jeho biomase (SEEL & PRESS 1993) Přestože je specializace na hostitele jen částečná, ovlivňuje kokrhel svou přítomností konkurenční vztahy rostlin a tím i složení společenstva (GIBSON & WATKINSON 1991, CAMERON et al. 2005, PHOENIX & PRESS 2005). Parazitace skupin, které obvykle v lučních společenstvech dominují, často vede k rozvolnění porostu a umožňuje se prosadit i konkurenčně slabším druhům. Toho se stále častěji začíná využívat při obnově druhově bohatých luk na dříve intenzivně využívaných travních porostech nebo na orné půdě, i když s nejistými výsledky (DAVIES et al. 1997, PYWELL et al. 2004, BULLOCK & PYWELL 2005, WESTBURY et al. 2006, WESTBURY & DUNNETT 2007 a 2008). Některé studie totiž ukázaly, že kokrhel může diverzitu rostlinného společenstva i snižovat (GIBSON & WATKINSON 1992) nebo může ve společenstvu převládnout subdominantní druh odolný parazitismu (např. jitrocel kopinatý nebo kopretina bílá), který zabrání zvýšení diverzity (WESTBURY & DUNNETT 2007, MUDRÁK & LEPŠ 2010). PYWELL et al. (2007) zjistil, že kokrhel sice mírně snížil počet druhů, ale druhové složení se přiblížilo cílovému společenstvu v projektu obnovy druhově bohaté louky.

Změny ve společenstvu mohou mít zpětně vliv i na samotný kokrhel. CAMERON et al. (2009) vytvořil celkem realistický model, který zjednodušuje společenstvo na tři funkční skupiny: parazita, konkurenčně silné, ale parazitem napadané druhy a konkurenčně slabší, ale parazitismu odolné druhy. Poté, co kokrhel potlačí dominantní skupiny (trávy, bobovité) dříve nebo později převládne některý druh nebo funkční skupina odolná parazitismu, která byla dosud dominantní skupinou potlačovaná. Následně začne kokrhel ustupovat jednak kvůli nedostatku hostitelů, jednak kvůli konkurenci nové dominantní skupiny. Tím se ale uvolní kokrhelem potlačované skupiny a zaujmou opět svojí dominantní pozici. Takto se střídají fáze dominované jednotlivými

skupinami v čase i prostoru (v každý okamžik je na louce mozaika ploch dominovaných různými skupinami). Amplituda výkyvů abundancí jednotlivých funkčních skupin se zvýší při vyšší hladině živin, a když není zohledněna prostorová struktura.

Populační výkyvy mohou být způsobeny i dalšími vlivy. Například změna intenzity hospodaření z vysoké na nízkou může způsobit takovou přeměnu vegetace, která vyvolá během přibližně osmi let výrazný nárůst a následný pokles v početnosti kokrhele (TER BORG 1985 k. v., DE HULLU et al. 1985 k. v.). I při stále stejném způsobu hospodaření jsou u kokrhele obvyklé mnohonásobné populační výkyvy, často synchronizované na větším území (MUDRÁK & LEPŠ 2010). Ty jsou zřejmě způsobovány klimatickými vlivy, zejména vlivem sucha v jarních měsících (VAN HULST et al. 1987, AMELOOT et al. 2006 k. v.).

1.3.5 Reakce na zemědělské postupy

Kokrhel roste na zemědělsky obhospodařovaných místech. Je součástí travních porostů, které jsou sečeny nebo paseny, což udržuje hustotu vegetace a množství stařiny na přijatelné míře. Vyhovuje mu tradiční způsob hospodaření, tedy spíše pozdější první seč (konec června – červenec), omezené hnojení a prospívá mu také podzimní přepasení (SMITH et al. 1996a, 2000 a 2002, Pozn. 3). Odchylky od tohoto postupu snáší obvykle špatně a jako jednoletka s malou semennou bankou reaguje rychlým ústupem.

Upuštění od hospodaření vede k zapojení porostu, hromadění stařiny a následně k vytlačení kokrhele (LINDBORG et al. 2005, BLAŽEK 2009). Navíc pak nemůže kokrhel využívat sekací techniky ke svému šíření, ani narušování drnu k lepšímu klíčení semenáčků. Mimo obhospodařovaná místa roste např. na okrajích cest, okrajích lesů a luk, kde je hustota biomasy přirozeně nižší.

Hnojení a dosévání produkčních druhů vedlo během minulého století ke zvýšení produkce biomasy nad kokrhelem tolerovanou mez a tedy k vytlačování kokrhele (HEJCMAN et al. 2011). Malé dávky hnojiv (okolo 25 kg N / ha) ale kokrhel snáší a zvýšenou mortalitu semenáčků kompenzuje vyšší plodností (SMITH et al. 2000, MUDRÁK & LEPŠ 2010).

Hnojení umožnilo sekat travní porosty častěji než dvakrát za rok, což vedlo k posunu první seče na dřívější termín. Často se proto stane, že je kokrhel posečen v době květu a přijde tak až o veškerou produkci semen. Plošné soustředění seče do poměrně krátkého období umocňuje negativní dopady takového zásahu. Na takto obhospodařovaných loukách kokrhel prakticky není schopen růst (SMITH et al. 2000, WESTBURY 2004). Kritický termín, před kterým kokrhel ještě

Poznámka 3: Zajímavým typem lokality vhodné pro výskyt kokrhele jsou skautské a obdobné tábory (vlastní pozorování). Ty se konají často na místech s vhodnými vlhkostními a živinovými podmínkami (ani příliš podmáčené, ani extrémně suché, nehnojené) a především vhodným termínem seče. Ta zde probíhá zpravidla těsně před stavbou tábora, tedy v druhé polovině června. Následný průběh tábora kokrheli, který je tou dobou již pouze ve stádiu semen, nijak nevádí. Dokonce bych si dovolil navrhnout, že narušení drnu provozem tábora může uspokojivě simulovat podzimní přepasení a vytvořit vhodná místa pro klíčení na jaře.

nemá zralé plody, je přibližně v první polovině června (SMITH et al. 2000), ale jistě závisí na konkrétním fenologickém typu a na klimatických podmínkách daného roku a stanoviště. Navíc okamžitý odvoz posečené biomasy za účelem zpracování na siláž vylučuje možnost dozrání plodů při sušení, což má zásadní vliv na produkci semen především při časně seči (SMITH et al. 1996b).

Hnojení, časté sečení a výroba siláže jsou funkčně a ekonomicky spjaté (ZECHMEISTER et al. 2003) a musíme je proto brát v úvahu zároveň. I kdyby byl kokrhel schopen tolerovat zvýšení produkce biomasy, situaci mu ztíží časnější seč. A i kdyby byla seč posunuta do doby, kdy plody právě začínají dozrávat, zpracování biomasy na siláž zabrání případnému dozrání dalších plodů během sušení sena. Je tedy zřejmé, že intenzifikace lučního hospodaření kokrheli škodí jako celek a může mít za přímý následek populační poklesy až vyhynutí na intenzivně obhospodařovaných loukách.

Kokrhel je pro zemědělce rostlina plevelná, protože snižuje produkci celého travního porostu i relativní zastoupení hlavních složek píce – travin a jetelovin (CARRUTHERS 1903, MAGDA et al. 2004, WESTBURY 2005). Navíc je zřejmě mírně jedovatý pro dobytek (WESTBURY 2004) a mléčným výrobkům dodává kyselejší chuť (WESTBURY 2005). V minulosti hojně využívaným spolehlivým opatřením k jeho likvidaci nebo alespoň výraznému omezení bylo posečení travního porostu těsně před dozráním plodů kokrhele, tedy dříve, než bylo obvyklé (MAGDA et al. 2004, BULLOCK & PYWELL 2005, WESTBURY 2005). Vzhledem k tomu, že je dnes tento termín seče běžný a kokrhele v krajině ubylo, je toto opatření již málo známé (WESTBURY et al. 2006).

Ne vždy musí všechny rostliny kokrhele při časně seči zahynout – mohou ještě zregenerovat. Schopnost regenerace je omezená, protože jde o jednoletou rostlinu bez zásobních orgánů. Přesto je kokrhel do určité míry schopen zregenerovat, zřejmě v závislosti na množství zbylých listů, jako zdroji energie (HUHTA et al. 2000). Regenerace je běžnější u rostlin pozdních typů, které kvetou až po seči (TER BORG 1985 k. v.).

Kokrhel má tedy tři možnosti jak se vyrovnat s časnou sečí. Může být tak malý, že není poškozen a normálně pokračuje v růstu. Pokud je vyšší a je useknut, musí stihnout odplodit ještě před sečí (případně dozrát při sušení) nebo musí po seči zregenerovat a znovu vykvést. Poslední dvě možnosti (dozrávání během sušení a regenerace po useknutí) nejsou uspokojivě prozkoumány a budu se jim věnovat v této práci.

1.4 Cíle práce

Jedním z cílů práce bylo vyhodnotit pokračování experimentu z bakalářské práce. Konkrétně (1a) odhadnout, zda je kokrhel omezován nedostatečnou schopností se šířit, (1b) charakterizovat vlastnosti vhodných lokalit, a (1c) zhodnotit, jak se výsledky víceletého pozorování liší od pozorování jednoletého.

Hlavním cílem práce bylo prověřit reakci kokrhele na časnou seč. Konkrétně zjistit (2) do kdy, v jaké míře a zda vůbec je kokrhel schopen zregenerovat po časné seči, (3a) od kdy a v jakém množství plody kokrhele dozrávají a (3b) zda během sušení sena zralých plodů přibude.

Dalším cílem bylo (4a) v terénních podmínkách ověřit přítomnost semenné banky kokrhele a (4b) možnost jejího vzniku jako důsledek průběhu zimních teplot.

2 Metodika

2.1 Uchycování na neobsazených lokalitách

V terénním experimentu jsem sledoval, zda se kokrhel uchytí na lokalitách, na kterých se v době zakládání pokusu nevyskytoval. V okolí Českých Budějovic jsem vybral 26 lokalit (5 jsem později vyřadil), na kterých se kokrhel nevyskytuje, ale podle terénní zkušenosti by se vyskytovat mohl (sečené i nesečené louky, okraje luk, lesů a cest). Na každé lokalitě jsem založil tři pokusné plochy ve tvaru čtverce o hraně 1,5 m. Do každé jsem na podzim roku 2007 vysel 500 semen kokrhele menšího a to tak, aby na každé lokalitě byla semena ze třech různých míst sběru (Bílé Karpaty, Šumava, Blanský les). V následujícím roce (2008) jsem v pokusných plochách sečetl rostliny kokrhele a provedl fytoocenologické snímky. Výsledky jsem vyhodnotil v bakalářské práci a tím měl pokus skončit. Podrobnosti k založení i vyhodnocení pokusu podávám ve své bakalářské práci (BLAŽEK 2009).

Protože jsem pokusné plochy nezlikvidoval, mohl jsem sčítání v dalším roce (2009) zopakovat (tentokrát již s vytrháváním nalezených rostlin), lépe odhadnout uchycování kokrhele na lokalitách a srovnat charakteristiky vhodných lokalit z prvního a druhého roku pozorování. Rostliny původem z různých míst se ale v předchozím roce mohly navzájem zkřížit a rozšířily se až do vzdálenosti asi 2 m od ploch, čímž se navzájem promíchaly. Sčítal jsem proto rostliny kokrhele v pokusných plochách i v jejich blízkém okolí, a nerozlišoval jsem počty rostlin v jednotlivých čtvercích zvlášť. To vše je nutné zohlednit při interpretaci výsledků, ze kterých proto nelze vyvozovat příliš hluboké závěry.

Odpověď druhu vyjadřují následující tři proměnné: *Rhin. 1. rok*, což je logaritmus součtu počtů kokrhelů v jednotlivých čtvercích na lokalitě v prvním roce; *Rhin. 2. rok*, což je logaritmus počtu kokrhelů na lokalitě v druhém roce; *Rhin. 2. - 1. rok*, což je rozdíl předchozích dvou proměnných (relativní meziroční nárůst / pokles v počtu kokrhelů). Specifickou proměnnou je Bealsův index. Jeho hodnota vyjadřuje pravděpodobnost výskytu druhu (kokrhele) ve snímku.

Výpočet je založen na porovnávání společného výskytu druhu s ostatními druhy ve srovnávací databázi (podle MÜNZBERGOVÁ & HERBEN 2004). Jako srovnávací databázi jsem použil snímky z České národní fytoecologické databáze (CHYTRÝ & RAFAJOVÁ 2003), z níž bylo vybráno 1249 snímků z širšího okolí pokusných ploch (přibližně území jižních Čech), které patří k fytoecologickým jednotkám *Molinio-Arrhenatheretea*, *Brometalia*, *Trifolio-Geranietea* a *Violion caninae*. Výpočet jsem provedl v programu JUICE (TICHÝ 2002).

Dalšími použitými proměnnými byly průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro vlhkost, živiny (resp. produkci biomasy SCHAFFERS & SÝKORA 2000) a půdní reakci (ELLENBERG et al. 1992), pokryvnosti vegetačních pater, množství opadu (odhad výšky v cm), nadmořská výška a sklon svahu (BLAŽEK 2009). Proměnné počítané z druhového složení (Ellenbergovy indikační hodnoty, Bealsův index) měly různé hodnoty pro jednotlivé snímky na lokalitě, ostatní proměnné měly jednu hodnotu pro všechny tři snímky na lokalitě.

Nejprve jsem zhodnotil, na kolika lokalitách ve druhém roce kokrhele přibylo nebo ubylo, a jaké velikosti tato změna byla. Slovně jsem zhodnotil charakteristiky lokalit s kladnou a zápornou meziroční změnou. Pomocí lineární regrese *Rhin. 2. - 1. rok* na *Rhin. 1. rok* jsem ověřil, zda lze z množství semenáčků nalezených v prvním roce spolehlivě usoudit, zda bude populace na dané lokalitě růst nebo hynout (program R; R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009).

Vzájemné vztahy vyjmenovaných proměnných jsem porovnával korespondenční analýzou (CA). Vtvořil jsem ordinační diagram CA (analogický obrázku č. 4 bakalářské práce), do kterého jsem promítl všechny vyjmenované proměnné (v dalším textu je v souladu s terminologií užívanou v programu CANOCO nazývám *proměnné prostředí*, tj. „*Environmental variables*“) a centroidy trojic snímků. Ordinační diagram jsem vytvořil v programu CANOCO for Windows (TER BRAAK & ŠMILAUER 2002).

2.2 Reakce na časnou seč

2.2.1 Lokalita Hejdlov

Dva pokusy probíhaly na louce u osady Hejdlov v CHKO Blanský les, asi 2,5 km západně od Kletí, nejvyššího vrcholu Blanského lesa (Obr. 2). Nadmořská výška je 740 m n. m., svah má sklon 13° a jihovýchodní orientaci, k zastínění sousedním lesem dochází až k večeru. Jde o oligotrofní luční společenstvo svazu *Arrhenatherion*, asociace *Poo-Trisetetum flavescens* (klasifikováno pomocí expertního systému programu JUICE, TICHÝ 2002) První (a zřejmě jediná) seč probíhá po 15. červenci, hustota biomasy je v 60 m vzdálené, pravděpodobně mírně vlhčí části louky 280 – 390 g / m² (MUDRÁK & LEPŠ 2010). Na lokalitě se nachází velká stálá populace velmi časného typu kokrhele menšího. Rostliny jsou v průměru okolo 18 cm vysoké, nevětvené s 2 – 4 květy na rostlině. První květy rozkvétají okolo 20. května, první plody pukají okolo 1. června (vlastní data).



Obrázek 2: Poloha lokality Hejdlov (měřítko vlevo 1 : 145 000, vpravo 1 : 7 600)

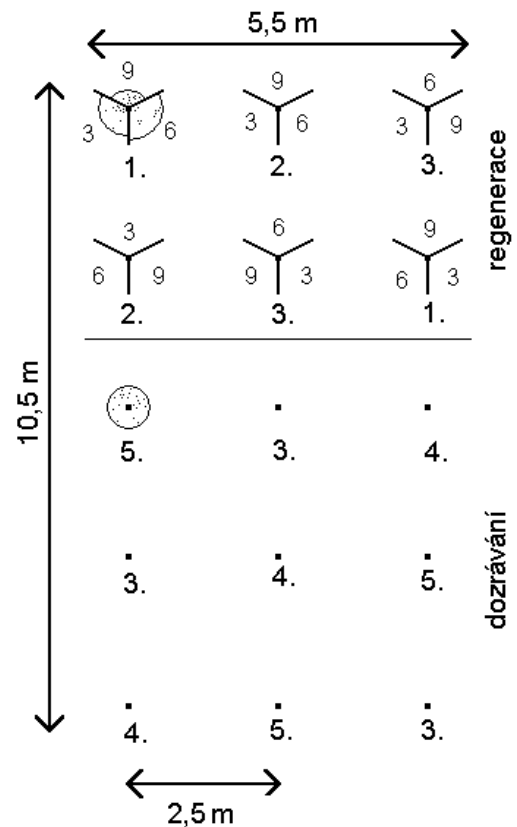
Tabulka 1: Termíny návštěv na Hejdlově na jaře 2011. U termínů vyznačených kurzívou nejde o návštěvy lokality, ale o kontrolu odebraných rostlin v laboratoři.

Pokus	Pořadí termínu	Simulace seče	Hlavní kontrola	Závěrečná kontrola
	1.	14. 5.	5. 6.	29. 6.
Regenerace	2.	22. 5.	13. 6.	29. 6.
	3.	28. 5.	19. 6.	29. 6.
Dozrávání	3.	28. 5.	3. 6.	
	4.	5. 6.	12. 6.	
	5.	13. 6.	19. 6.	

V místě s rovnoměrnou hustotou kokrhele jsem vytyčil 15 bodů ve vzájemné vzdálenosti 2,5 m v pravoúhelníkové síti 3 × 5 bodů s kratší hranou směřující po vrstevnici (Obr. 3). První bod jsem vytyčil subjektivně do řidšího shluku kokrhele, další jsem umístil v pravidelné čtvercové síti orientované předem daným směrem.

Lokalitu jsem navštěvoval pravidelně po týdně (po 6 – 8 dnech) od poloviny května do konce června 2011. Při jednotlivých návštěvách jsem na lokalitě simuloval seč a sledoval reakci kokrhele na ni.

V prvním pokusu (na horních šesti bodech, při 1. – 3. návštěvě) jsem zjišťoval schopnost kokrhele zregenerovat po časné seči, v druhém pokusu (na dolních devíti bodech, při 3. – 5. návštěvě) jsem zjišťoval schopnost plodů dozrát při sušení sena (Obr. 3, Tab. 1).



Obrázek 3 Schéma lokality Hejdlov. Velká čísla 1. – 5. označují pořadí odběru u jednotlivých bodů (Tab. 1), malá čísla 3, 6 a 9 označují výšku seče v jednotlivých výsečích.

2.2.2 Regenerace

Na horních šesti bodech na Hejdlově jsem zkoumal schopnost kokrhele zregenerovat po časné seči. V každém ze tří termínů (po týdnu, Tab. 1) jsem okolo každého ze dvou bodů ostříhal třicet rostlin kokrhele včetně okolní vegetace, čímž jsem simuloval seč. Okolí bodu jsem nejprve rozdělil na tři stejné výseče, které se lišily výškou seče (3, 6 a 9 cm). Rozmístění termínů seče připomínalo latinský čtverec, rozmístění výšek seče v jednotlivých výsečích jsem losoval (Obr. 3).



V každé výseči jsem ostříhal deset kokrhelů nejbližších k vytyčenému bodu, označil štítkem s identifikačním číslem rostliny (Obr. 4) a poznamenal si vzhled rostliny (rostliny nižší než výška stříhu jsem nestříhal ani neoznačoval). Zapisoval jsem výšku celé rostliny,

Obrázek 4: Štítek s identifikačním číslem rostliny. (Mrtvá rostlina po třech týdnech od seče)

fenologickou fázi (rostlina nemá žádné poupě, rostlina má pouze poupata, rostlina má i květy nebo plody), počet odstřižených nodů, počet zbylých listů a počet postranních výhonů.

Po třech týdnech od simulované seče (Tab. 1) jsem rostliny dohledal a zapsal počet postranních výhonů. Zaznamenal jsem také, zda jsou výhony delší nebo kratší než 1 cm.

Při závěrečné kontrole 29. června (4,5 – 6,5 týdne od seče) jsem na všech plochách opět dohledal označené rostliny, zapsal počet výhonů nad 1 cm délky, a zda výhon vytvořil alespoň jedno poupě nebo nikoliv. Tato data jsem použil při rozhodování, zda jsou krátké výhony z pohledu reprodukce rostliny perspektivní nebo nikoliv a zda je proto v analýzách zohlednit nebo je vyřadit.

Zhodnotil jsem, kolik rostlin zregenerovalo v jednotlivých termínech a výškách seče, do grafu jsem odděleně pro jednotlivé výšky seče vynesl závislost procenta zregenerovaných rostlin ve výseči na termínu seče a pomocí mnohonásobné logistické regrese jsem tuto závislost otestoval. Poté jsem pomocí logistické regrese otestoval také závislost úspěšnosti regenerace rostlin na vlastnostech rostlin (výška rostliny, počet odebraných nodů, počet zbylých listů a fenologická fáze). Kromě stoupající či klesající závislosti lze z dat odečíst prahové hodnoty, od / do kterých je kokrhel schopný regenerace. Nakonec jsem spočetl vzájemné korelace těchto čtyř proměnných. Pro výpočet logistických regresí jsem použil program R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009), pro výpočet korelací jsem použil program Statistica (STATSOFT, INC. 2011).

Protože termíny vyjádřené pouze datem by byly nepřenositelné na další roky a na jiné lokality a fenologické typy, vyjádřil jsem je také poměrem rostlin v jednotlivých fenologických fázích a průměrnými počty zbylých listů při jednotlivých výškách seče. Nakonec jsem se pomocí vzorců navržených v následující podkapitole (Kap. 2.2.3) pokusil odhadnout termín, do kdy jsou rostliny kokrhele schopné zregenerovat v dostatečném množství, aby nedošlo k populačnímu poklesu. (Za předpokladu, že každý dlouhý výhon vytvoří v průměru tolik květů, jako dospělá

rostlina, odpovídá minimální podíl nových výhonků ku počtu stříhaných rostlin minimálnímu podílu zralých plodů.)

2.2.3 Dozrávání plodů

Na spodních devíti bodech na Hejdlově jsem zkoumal, od kdy jsou plody kokrhele zralé při seči, a od kdy jsou schopné dozrát při sušení sena. V každém ze tří termínů (po týdnu, Tab. 1) jsem okolo každého ze tří bodů (Obr. 3) odebral 20 rostlin kokrhele a u každé jsem zaznamenal počet zralých a nezralých plodů. Hranici těchto kategorií jsem zvolil tak, že ze zralých plodů se semena již vysypala, nebo se z nich po zatřepání sypou (Tab. 2). Plody sice puklé, ale s tak malou štěrbinou, že se z nich semena ani po zatřepání nesypou, jsem považoval ještě za nezralé (při okamžitém odvozu biomasy po seči v daném termínu by nepřispěly k reprodukci druhu). U nezralých plodů jsem také zaznamenal fázi zralosti (Tab. 2). Rostlinu jsem pak vložil do papírového pytlíčku z prodyšnějšího papíru a označil pytlíček identifikačním číslem. Poté jsem pytlíčky promíchal a sušil ve větrané obytné místnosti mimo přímé sluneční záření přibližně ve třech až čtyřech vrstvách na sobě. Po týdnu (Tab. 1) jsem opět zaznamenal fázi zralosti plodů a spočetl vysypaná semena (po zatřepání rostlinou). Plody, které během sušení přešly do kategorie zralé plody, označuji jako plody dozralé.

Každou rostlinu jsem charakterizoval počtem plodů a průměrným počet semen vysypaných z dozralých plodů (nedovedl jsem rozlišit semena vysypaná z různých plodů jedné rostliny). Z těchto hodnot jsem spočetl průměr a směrodatnou odchylku (pro počet plodů na rostlinu jsem je spočetl jak z celého datového souboru, tak s vynecháním neplodících rostlin).

Tabulka 2: Popis kategorií zralosti plodu.

zralost	fáze zralosti	dolní a horní hranice kategorie	
nezralý	poupě	korunní trubka nepřesahuje délku kalicha	
	květ	korunní trubka přesahuje délku kalicha	
	zavadlý květ	korunní trubka má jasně žlutou barvu	
	malý plod	korunní trubka má okrovou až hnědou barvu	
	střední plod	korunní trubka ani po lehkém zatřepání neodpadne	
	velký zelený plod	korunní trubka odpadne po lehkém zatřepání	
	žlutý nepuklý plod	semeník je v obrysu podlouhlý a nemá dospělou velikost	
	puklý nevysypaný plod	semeník je v obrysu kulatý a má dospělou velikost	
	zralý	puklý vysypaný plod	semeník je příliš plochý
			semeník má dospělou tloušťku
		semeník má zelenou barvu	
		semeník má žlutou barvu	
		semeník není puklý	
		semeník je puklý	
		ze semeníku se ani po zatřepání nesypou semena	
		ze semeníku se po zatřepání sypou semena	

Vytvořil jsem graf závislosti počtu zralých plodů při seči, plodů zralých po týdnu sušení (zralých při seči + dozrálých při sušení) a celkového počtu květů (plodů, květů a poupat) ve výběru na termínu seče. Závislosti jsem netestoval (Pozn. 4), pouze jsem slovně shrnul průměrné počty plodů na rostlinu pro jednotlivé kombinace termínu seče a způsobu zpracování biomasy a do tabulky shrnul vybrané vzájemné poměry těchto hodnot.

Abych mohl zhodnotit, jak významné je množství plodů zralých při seči nebo po sušení sena pro jednotlivé termíny seče, spočetl jsem úspěšnost přechodu ze semene na dospělou rostlinu při nulové růstové rychlosti populace (dále jen úspěšnost přechodu; jen pro některé kombinace termínu seče a způsobu zpracování biomasy): *potřebná úspěšnost přechodu* = $1 / (\text{počet zralých plodů na rostlinu} \times \text{počet semen na plod})$. Jako počet semen na plod jsem použil hodnotu 10, která se přibližně uvádí v literatuře (VAN HULST et al. 1987, KELLY 1989, WESTBURY 2004), namísto mnou vypočtené hodnoty, která je zřejmě podhodnocená (z dozrálých plodů se nevysypala všechna semena, možná v důsledku experimentálních podmínek).

Nejvyšší běžně dosahovanou úspěšnost přechodu jsem spočetl z množství rostlin nalezených v pokusných plochách vysévacích experimentů na vhodných lokalitách (Kap. 3.3): *maximální úspěšnost přechodu* = $\text{počet dospělých rostlin} / \text{počet vysetých semen}$. Bylo by lepší provádět odhad z dospělých, plně kvetoucích rostlin, zatímco v tomto případě teprve malé množství rostlin rozkvétalo. Při nízké hustotě (do 500 semenáčků / m²) lze úspěšnost přechodu rozumně odhadovat i z počtu mladších rostlin, protože mortalita semenáčků v důsledku vnitrodruhové konkurence je nízká (MUDRÁK & LEPŠ 2010). Je-li potřebná úspěšnost přechodu spočtená z počtu zralých plodů na rostlině vyšší než nejvyšší běžně dosahovaná úspěšnost přechodu, pravděpodobně dojde k populačnímu poklesu. Tímto způsobem lze vyhodnotit, zda pozorované množství zralých nebo dozrálých plodů v daných termínech je dostatečné k udržení neklesající populace.

Spočetl jsem minimální podíl zralých plodů při seči potřebný k dosažení úspěšnosti přechodu, která nepovede k populačnímu poklesu: *minimální podíl zralých plodů* = $1 / (\text{počet plodů na rostlinu} \times \text{počet semen na plod} \times \text{maximální úspěšnost přechodu})$. Totéž jsem spočetl pro plody zralé po sušení. Za termín, po kterém je kokrhel schopen vyprodukovat dostatečné množství semen jsem považoval ten, kdy podíl zralých plodů nebo plodů zralých po sušení překročí vypočtenou minimální potřebnou hodnotu. Tímto způsobem lze přímo odhadnout kritické termíny seče, a to i pro jiné lokality.

Poznámka 4: Testovat alternativní hypotézu: „Zralých plodů s časem přibývá“ (a obdobně) jsem nepovažoval za účelné. Testovat alternativní hypotézu: „Množství plodů zralých po sušení je vyšší než množství plodů zralých při seči“ by bylo sice biologicky zajímavé, ale statisticky nesprávné. Počet plodů zralých po sušení je totiž součet zralých a dozrálých plodů (zjišťoval jsem je na stejných rostlinách a nejsou proto nezávislé). Vlastně by se testovala nulová hypotéza: „Počet dozrálých plodů = 0“, kterou jakýkoliv nalezený dozrálý plod vyvrátí.

Pomocí přechodové matice kategorií zralosti plodu při seči a po sušení (jen některé kategorie; Pozn. 5) jsem charakterizoval vlastnosti plodů, které jsou schopné dozrát během sušení sena. Za kategorii zralosti plodu schopnou dozrát jsem zvolil tu, ve které dozraje většina plodů. Počet plodů ve všech kategoriích zralosti schopných dozrát při sušení (včetně plodů zralých při seči) lze ve výpočtech použít namísto počtu plodů, které skutečně dozrají, a lze tak odhadnout jejich množství již při seči.

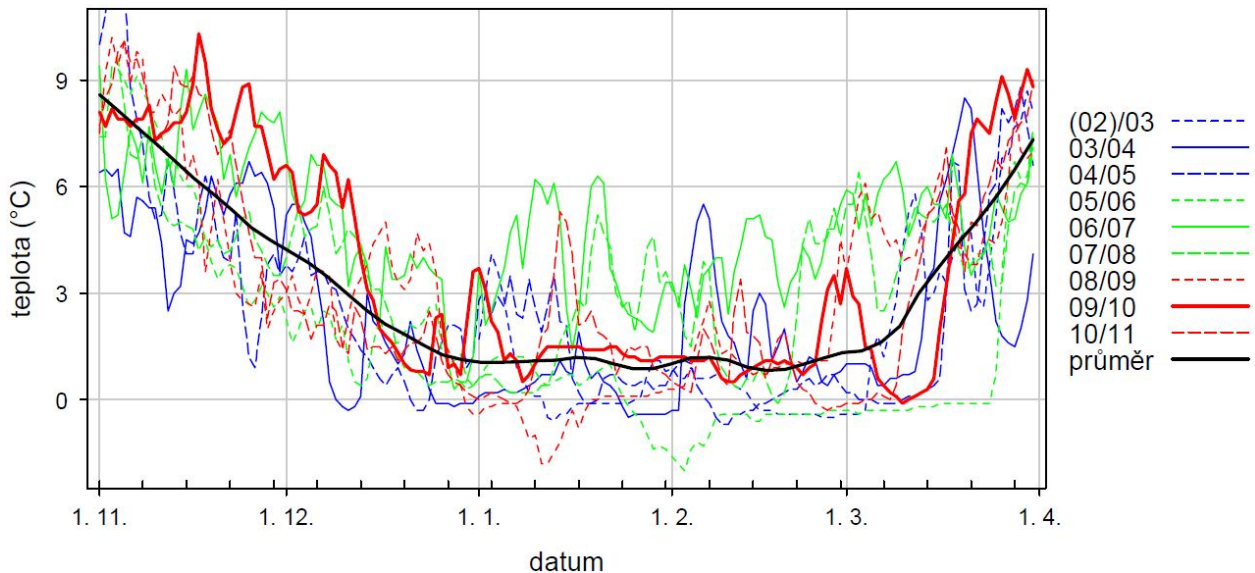
2.3 Semenná banka

Hypotéza inspirovaná výsledky TER BORG (2005) říká, že když při krátké zimě neprojdou semena kokrhele chladovou stratifikací dostatečně, vyklíčí ihned jen některá a zbývající semena vyklíčí až v dalším roce. Simuloval jsem proto kratší zimu tak, že jsem vyséval semena do pokusných ploch v průběhu zimy. Termíny jsem zvolil tak, aby po prvním termínu prošel kokrhel chladovou stratifikací úplně a s rezervou a následně klíčil v plném rozsahu, po třetím termínu prošel chladovou stratifikací nedostatečně a v prvním roce neklíčil vůbec a po druhém termínu prošel chladovou stratifikací právě v délce zjištěné laboratorními pokusy, tedy nejlépe okolo 7 – 8 týdnů před koncem zimy (Tab. 3, Pozn. 6). Termíny jsem volil na základě průběhu zimních teplot 5 cm pod povrchem půdy v posledních sedmi letech v meteorologické stanici Českého hydrometeorologického ústavu v Českých Budějovicích (Obr. 5). Tato veličina lépe vystihuje průběh teplot pod vegetací a pod sněhem než např. teplota vzduchu 2 m nad zemí.

Pokus proběhl na čtyřech lokalitách v okolí Českých Budějovic. Šlo o kosené louky svazů *Alopecurion* a *Molinion* bez výskytu kokrhele. Na každé lokalitě jsem založil 30 pokusných ploch. Plochy měly tvar čtverce o hraně 0,5 m a tvořily obdélník 5 × 6 ploch s rozestupy 1 m. V každém ze tří termínů setí jsem do každé z deseti ploch vysel 100 semen kokrhele původem z lokality Hejdlov (Kap. 2.2.1). Případnou sněhovou pokrývku jsem odstranil, semena zasel co nejbližší k povrchu půdy a poté jsem plochy opět sněhem zakryl. Rozmístění termínů setí v pokusných plochách připomíná latinský čtverec (Obr. 6).

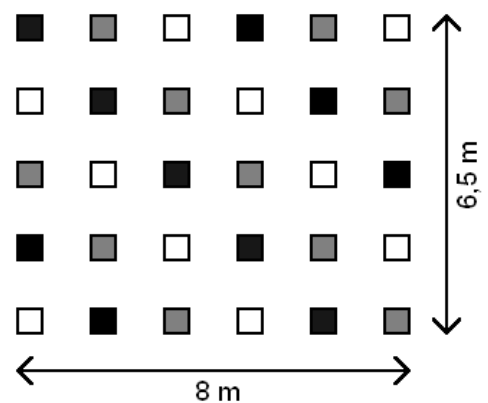
Poznámka 5: Značil jsem jednotlivé rostliny, neznačil jsem ale jednotlivé plody na rostlině. Předpokládám, že plody vyšších kategorií budou dozrávat přednostně. Teoreticky tedy mohla nastat situace, kdy např. žlutý nepuklý plod přešel do kategorie puklý nevysypaný a velký zelený plod přešel do kategorie puklý vysypaný. Protože jsem je při počítání nemohl rozlišit, přiřadil bych je opačně. Předpokládám ale, že takové situace byly spíše výjimečné a data jsou případně zkruslena jen minimálně.

Poznámka 6: Pro správné zvolení termínů setí (zejména druhého) bylo potřeba si položit otázku, kdy „kokrheli končí zima“, neboli od jakého termínu odpočítávat potřebnou dobu chladové stratifikace. Konkrétní prahovou teplotu pro úspěšnou chladovou stratifikaci žádný článek neuvádí, jisté ale je, že při teplotě 4 – 5 °C kokrhel klíčí normálně, zatímco zvýšení teploty na 8 °C před počátkem klíčení uspíší počátek klíčení a sníží klíčivost (TER BORG 2005). Prahová teplota bude zřejmě okolo 6 – 7 stupňů a nebude ostrá. Z meteorologických dat (Obr. 5) je patrné, že většinu zim platí následující schéma: Na podzim teplota plynule klesá, až během prosince klesne k nule (-0,5 – + 1,5 °C). Okolo nuly se drží celou zimu, až na jejím konci (mezi polovinou února a koncem března) teploty skokem o několik stupňů vzrostou. Rozpětí termínů tohoto skokového zvýšení v jednotlivých letech je sice široké, ale teploty překročí 6 °C ve všech letech během druhé poloviny března. Jen výjimečně teploty klesnou až na -2 °C nebo naopak stoupnou k 6 °C. Ve výjimečných případech (sezóna 06 / 07) se teplota nedrží kolem nuly a kolísá výše, i tehdy ale trvaleji překročí 6 °C až v druhé polovině března. Jako nejvhodnější datum pro druhý termín mi tedy přišlo nejpозději první týden v únoru, nebo raději dřívě (i termín v polovině ledna zkrátí zimu o měsíc).



Obrázek 5: Denní průměrné teploty 5 cm pod povrchem půdy v jednotlivých zimních sezónách v meteorologické stanici v Českých Budějovicích. Zvýrazněna je sezóna, ve které jsem zakládal tento experiment. Zobrazena je také vyhlazený průměr všech sezón dohromady (metoda LOESS, $\lambda = 2$, $\alpha = 0.2$). Značky na vodorovné ose znázorňují týdny.

V následující (první) vegetační sezóně jsem sečetl a zároveň vytrhal rostliny kokrhele v jednotlivých plochách i v jejich nejbližším okolí. To jsem provedl ještě před sečí a před plodem. Sčítání a vytrhávání jsem ještě po třech týdnech zopakoval, abych si mohl být naprosto jistý, že na lokalitě žádný kokrhel neodplodil (některé lokality již byly v době kontrolního sčítání posečeny). V další (druhé) vegetační sezóně jsem stejným způsobem sčítal a vytrhával kokrhel (Tab. 3).



Obrázek 6: Uspořádání pokusných ploch. Termíny setí semen odlišeny barevně (viz Tab. 3).

Tabulka 3: Lokality k pokusu zabývajícím se semennou bankou: vegetační charakteristika a termíny setí a sčítání. Některé lokality byly při druhém sčítání posečeny (×), některé jsem nenavštívil (–).

Název lokality	Fytocenologický svaz	Termíny setí (2009/10)			Součet (2010)		Součet (2011)	
		1. ■	2. ■	3. □	1.	2.	1.	2.
Křenovice	<i>Alopecurion</i>	1. 11.	15. 1.	26. 2.	18. 5.	6. 6.	16. 5.	3. 6.
Vrbenské rybníky	<i>Alopecurion</i>	3. 11.	14. 1.	26. 2.	19. 5.	6. 6.	16. 5.	×
Vrcov	<i>Alopecurion</i>	31. 10.	21. 1.	25. 2.	20. 5.	×	21. 5.	–
Ohrazení	<i>Molinion</i>	30. 10.	16. 1.	27. 2.	20. 5.	13. 6.	21. 5.	–

3 Výsledky

3.1 Uchycování na neobsazených lokalitách

Na všech lokalitách se v prvním roce objevily semenáčky kokrhele (2 – 290 rostlin). Na 12 lokalitách jsem zaznamenal kladnou meziroční změnu v počtu rostlin o 38 – 460 (– 2400) %, přičemž nárůst byl i na lokalitách se 2 nebo 3 rostlinami v prvním roce. Ze zbývajících 9 lokalit na 2 byl pokles v počtu rostlin o 0 – 3,3 % a populaci na nich lze je ještě považovat za úspěšně uchycenou, na 5 lokalitách byl pokles o 54 – 97 %, na 2 lokalitách jsem v druhém roce nenašel žádný kokrhel. Z počtu mladých rostlin v prvním roce nelze odhadnout relativní změnu počtu rostlin mezi prvním a druhým rokem (lineární regrese: $F_{1;19} = 0,003$; $p = 0,96$; $r^2 < 0,001$).

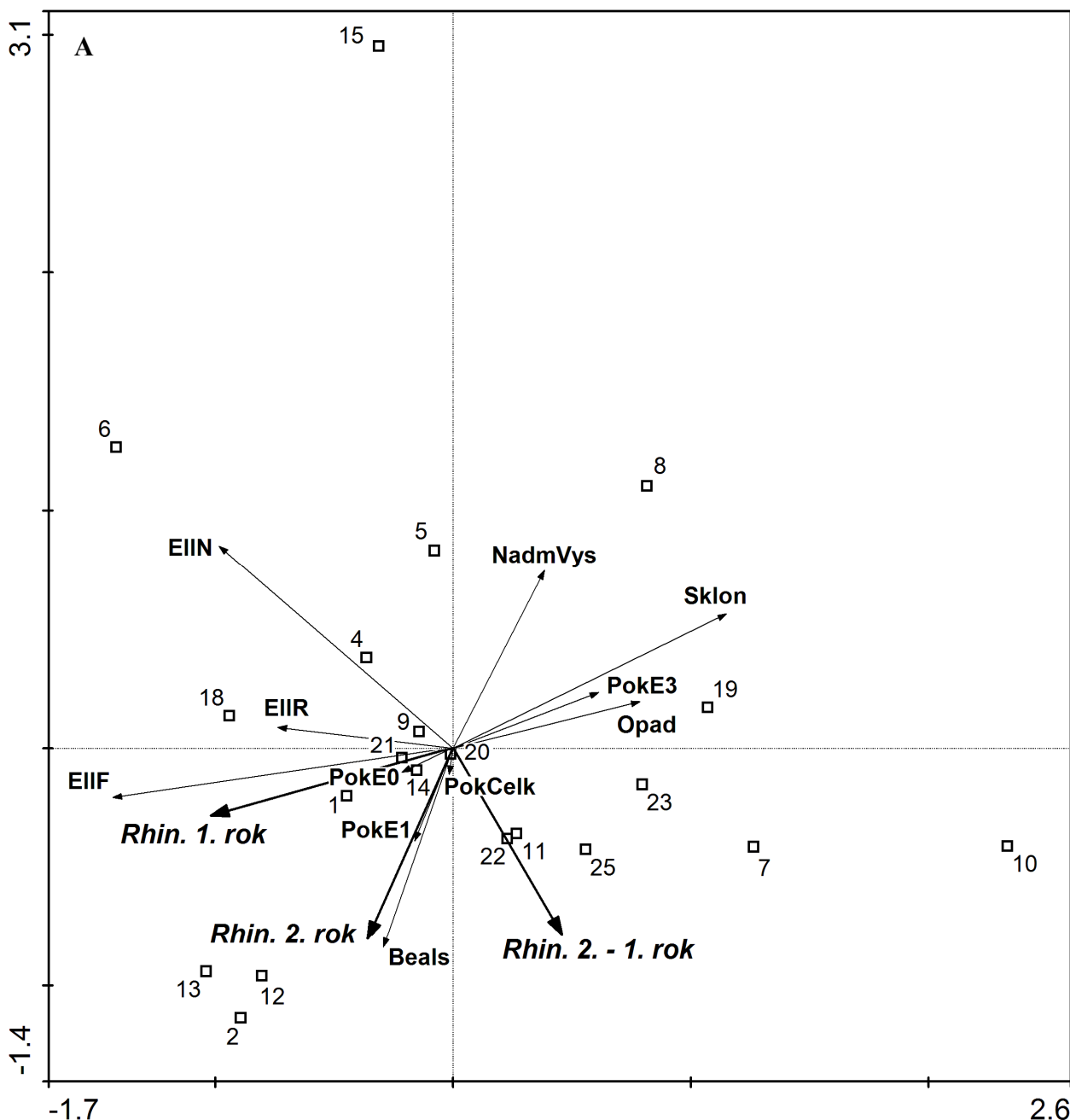
Nevhodné lokality (s klesajícími počty) byly často na okraji lesa nebo lesní cesty, a na opuštěném poli a opuštěné louce Lesní lokality byly však také často mezi vhodnými lokalitami, stejně jako okraje nebo středy lučních cest (Tab. 4). Kosené louky byly většinou mezi vhodnými lokalitami, pouze jedna kosená louka byla nevhodná (Pozn. 7).

Meziroční změna velikosti populace kokrhele (*Rhin. 2. - 1. rok*) se v ordinačním diagramu (Obr. 7) chová naprosto odlišně od počtu kokrhelů v prvním roce po vysetí (*Rhin. 1. rok*). Zatímco v prvním roce se semenáčky dobře uchycovaly na vlhčích rovinatých lokalitách s malým množstvím opadu, k nárůstu populace došlo hlavně na lokalitách s nízkou Ellenbergovou indikační hodnotou pro živiny. Také jsou počet kokrhele v druhém roce a růst populace lépe korelované s Bealovým indexem než počet kokrhelů v prvním roce.

Tabulka 4: Počet lokalit podle jednotlivých typů a podle úspěšnosti uchycení kokrhele. V závorce jsou počty vyřazených lokalit (3 vyřazený z důvodu poškození, 2 na kosených loukách z důvodu seče před sčítáním kokrhele; Pozn. 7).

lokality	vhodná	nevhodná
les (okraj nebo cesta)	3 (+1)	4 (+1)
luční cesta	3	
opuštěná louka a pole		2
kosená louka	8	1 (+3)

Poznámka 7: V druhém roce jsem pozoroval i původně vyřazené lokality, a i když jsem na všech nesčítal rostliny kokrhele, alespoň jsem odhadl jejich vhodnost. V prvním roce jsem nejprve vyřadil 4 luční lokality, 1 z důvodu poškození zvěří, 3 z důvodu posečení před sčítáním rostlin. Jedna z nich byla posečena tak brzo, že rostliny kokrhele nebyly posečeny nebo po seči zregenerovaly a do vyhodnocení jsem jí opět zahrnul, je mezi vhodnými lokalitami. Naopak lokalita poškozená zvěří byla navíc posečena právě v době květu. Jedna vyřazená lesní lokalita byla na okraji lesa a byla vyřazená, protože na její části vzniklo ohniště. V druhém roce došlo k výraznému populačnímu propadu, přestože zbývající část lokality nebyla poničena. Druhá vyřazená lesní lokalita byla na středě lesní cesty a byla vyřazená pro poškození při kácení stromu. Přestože byla celá lokalita právě v době květu úplně pošlapána, v druhém roce došlo k výraznému populačnímu nárůstu. Nárůst zde byl tak výrazný, že by nebylo možné jej dosáhnout bez vytrvalé semenné banky.



Obrázek 7: Ordinační diagram CA. První dvě osy vysvětlují 14,9 % variability (první osa 7,6 %). Promítнутy jsou (A) snímky a proměnné prostředí, a (B) druhy a snímky. Šipkami jsou označeny proměnné prostředí ve smyslu programu CANOCO (Beals – Bealsův index, EllF – průměrná Ellenbergova indikační hodnota pro vlhkost, EllN – průměrná Ellenbergova indikační hodnota pro živiny, EllR – průměrná Ellenbergova indikační hodnota pro půdní reakci, NadmVys – nadmořská výška, Opad – výška opadu, PokCelk – celková pokryvnost, PokE0 – pokryvnost mechového patra, PokE1 – pokryvnost bylinného patra, PokE3 – pokryvnost stromového patra, Rhin. 1. rok – logaritmus počtu kokrhelů na lokalitě v prvním roce, Rhin. 2. rok – logaritmus počtu kokrhelů na lokalitě v druhém roce, Rhin. 2. - 1. rok – relativní meziroční nárůst v počtu kokrhelů). Čtverce označují lokality, trojúhelníky druhy (AlchemSp – *Alchemilla* sp., AlopPra – *Alopecurus pratensis*, ArabThal – *Arabidopsis thaliana*, ArrhElat – *Arrhenatherum elatius*, BetuPend – *Betula pendula*, CapsBuPa – *Capsella bursa-pastoris*, CardaPra – *Cardamine pratensis*, CarexSp – *Carex* sp., CeraGlut – *Cerastium glutinosum*, ConyCana – *Conyza canadensis*, DescCesp – *Deschampsia cespitosa*, ElymCani – *Elymus caninus*, ElytRepe – *Elytrigia repens*, FestBrev – *Festuca brevipila*, FiliUlm – *Filipendula ulmaria*, GaliBore – *Galium boreale*, HierPilo – *Hieracium pilosella*, HolcLana – *Holcus lanatus*, HypoRadi – *Hypochaeris radicata*, JuncEff – *Juncus effusus*, JuncTen – *J. tenuis*, KnauArve – *Knautia arvensis* ...

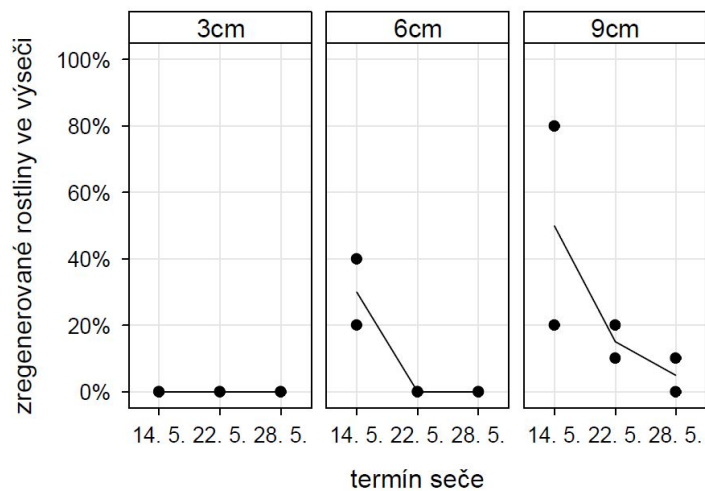
3.2 Reakce na časnou seč

3.2.1 Regenerace

Po třech týdnech od simulované seče vytvořilo 36 ze 180 ustřížených rostlin celkem 42 krátkých postranních výhonů (do 1 cm) a 31 dlouhých (nad 1 cm). Do závěrečné kontroly na konci června 88 % krátkých výhonů odumřelo nebo nepřerostlo délku 1 cm, zbývajících 12 % přerostlo délku 1 cm, ale žádný z nich nevytvořil ani jedno poupě. Dlouhých výhonů uhynulo 6 %, poupě nevytvořilo 23 %, zbývajících 71 % vytvořilo alespoň jedno poupě. Na základě těchto výsledků jsem krátké výhony považoval za neperspektivní a z analýz jsem je vyřadil.

Celkem 20 rostlin (11%) úspěšně zregenerovalo, tzn., že vytvořilo 1 nebo 2 dlouhé výhony zpravidla na nejhořejším zbylém nodu. Experimentálním uspořádáním byly dané termín a výška seče. V prvním termínu (14. května) zregenerovalo 27 % rostlin, v druhém (22. května) 5,0 % a ve třetím (28. května) 1,7 % (tj. 1 rostlina, Pozn. 8). Po seči ve 3 cm nezregenerovala žádná rostlina, v 6 cm zregenerovalo 10 % rostlin a v 9 cm 23 %. Po seči ve 3 cm rostliny nezregenerují nikdy, po seči v 6 cm rostliny zregenerují jen v prvním termínu a po seči v 9 cm hlavně v prvním a druhém termínu (Pozn. 8, Obr. 8). Pokles v počtu zregenerovaných rostlin s postupujícím časem a klesající výškou seče je průkazný (mnohonásobná logistická regrese: $F_{2,15} = 21$, $p < 0,001$, všechny marginální i parciální efekty jsou průkazné na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, interakce není průkazná).

Úspěšnost regenerace rostlin průkazně závisí na všech měřených vlastnostech rostlin (výška rostliny: $z = -2,8$; $df = 178$; $p = 0,005$; počet odstřížených nodů: $z = -4,6$; $df = 178$; $p < 10^{-5}$; počet zbylých listů: $z = 4,3$; $df = 178$; $p < 10^{-4}$; fenologická fáze: $z = -2,7$; $df = 178$; $p = 0,007$) a tyto vlastnosti jsou navzájem průkazně korelované, (každá dvojice: $p < 10^{-6}$; $r = 0,42 - 0,73$). V datech je často patrný práh (kritická hodnota), po jehož překročení již rostlina nezregeneruje. Závislost úspěšnosti regenerace na výšce



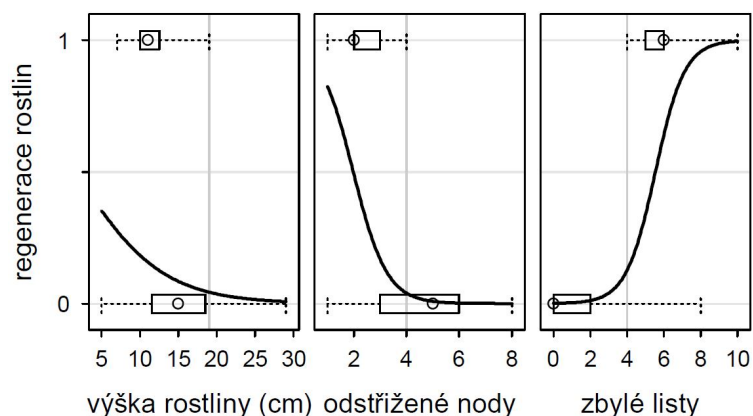
Obrázek 8: Závislost počtu regenerovaných rostlin ve výšce seče na termínu seče zvláště pro jednotlivé výšky seče. Pro každou kombinaci termínu a výšky seče jsou dva datové body, nulové hodnoty se překrývají. Data jsou proložena spojnici průměrů pro kombinace výšky a termínu seče.

Poznámka 8: Zde je jedna výjimka, která ilustruje několik věcí. Jedna rostlina ve třetím termínu seče a výšce seče 9 cm již jednou zregenerovala (možná po předchozím ukousnutí zvěří). Měla jeden výhonek s poupětem a dosahovala celkové výšky 19 cm, po odstřížení 4 nodů zbylo na výhonku 6 listů. Rostlina nepřekročila prahové hodnoty fenologické fáze ani počtu zbylých listů, což jí umožnilo zregenerovat, přestože šlo o jednu z nejvyšších rostlin a o seč v posledním termínu. Také je to důkazem, že jsou rostliny schopné regenerovat opakovaně.

rostliny, počtu odebraných nodů a počtu zbylých nodů ukazuje Obr. 9. Prahové hodnoty pro tyto veličiny lze popsat následovně: aby rostlina zregenerovala, nesmí být vyšší než 19 cm, nesmí přijít o více než 4 nody a musí jí zůstat alespoň 4 listy. Z rostlin, které neměly ještě ani poupata, zregenerovalo 17 %, z rostlin, které měly pouze poupata, zregenerovalo 16 %, z rostlin, které kvetly nebo plodily, nezregenerovala žádná. Prahová hodnota tedy leží mezi fází poupat a květu (obrázek není prezentován).

Termíny lze kromě data definovat také pomocí parametrů rostlin popisovaných v předchozím odstavci. Poměr rostlin v jednotlivých fenologických fázích bude přenositelný jen mezi roky a možná mezi lokalitami pro daný fenologický typ, počet zbylých listů by mohl být přenositelný i mezi typy (Tab. 5).

V prvním termínu rostliny vytvořily 26 dlouhých výhonů, což je 43 % z počtu ustřižených rostlin. Ve druhém termínu rostliny vytvořily 3 dlouhé výhony, což je 5 % z počtu ustřižených rostlin. Jelikož minimální podíl potřebný k udržení kladné růstové rychlosti je 16 – 20 % (Kap. 3.2.2), při seči v prvním termínu rostliny regenerovaly dostatečně a k populačnímu poklesu by nemělo dojít, při seči v druhém termínu by k němu téměř jistě došlo. Kritický termín seče, po kterém rostliny sice zregenerovaly, ale již ne v dostatečném množství pro udržení neklesající populace, tedy odhadují přibližně okolo 18. května. K regeneraci v dostatečném množství je potřeba, aby rostlinám useknutým v průměrné výšce seče zbyly v průměru alespoň 4 listy (Tab. 5). Po 25. květnu už rostliny regenerují jen v naprosto výjimečných případech.



Obrázek 9: Závislost schopnosti rostliny zregenerovat (0 – nezregenerovala, 1 – zregenerovala) na výšce rostliny, počtu odstřižených nodů a počtu zbylých listů. Datové body jsou pro velký překryv nahrazeny krabicovým diagramem. Data jsou proložena modelem logistické regrese. Svislé čáry vyznačují prahové hodnoty. Počet zregenerovaných rostlin je 20 ze 180.

Tabulka 5: Definice termínů pomocí vzhledu rostlin. První část tabulky udává podíl rostlin, které ještě nevytvořily žádné poupě, které vytvořily pouze poupata a které vytvořily již i květ. Druhá část tabulky udává průměrný počet zbylých listů na rostlině při seči v daných výškách. Oba měřené parametry je nutno zjišťovat zde použitou metodikou (použít libovolný, ale vyrovnaný počet rostlin z daných výšek seče a zanedbávat rostliny nižší než výška seče).

parametr	hodnota	termín		
		1.	2.	3.
fenologická fáze	nic	58 %	33 %	18 %
	poupě	42 %	33 %	22 %
	květ a plod	0 %	33 %	60 %
počet zbylých listů	výška 3 cm	1,1	0,1	0,1
	výška 6 cm	4,2	1,8	0,1
	výška 9 cm	4,7	3,8	1,4

3.2.2 Dozrávání plodů

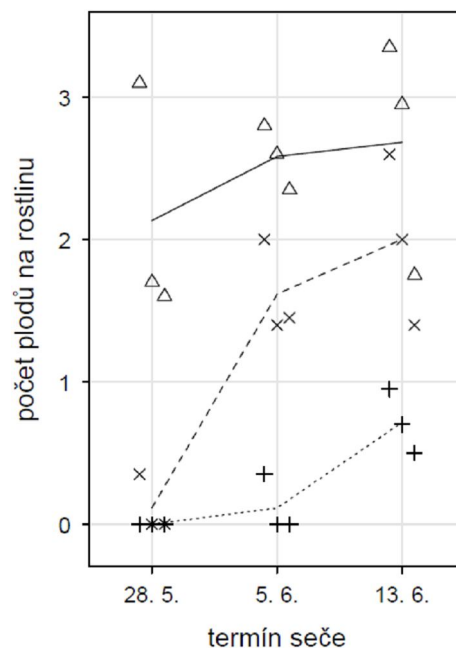
Počet květů (tzn. poupat, květů i plodů) na rostlinu je v průměru (\pm směrodatná odchylka) 2,5 (\pm 1,8), po odečtení neplodných rostlin 2,8 (\pm 1,6). Počet semen na plod je 8,7 (\pm 2,8). Zde je nutno upozornit, že jde pouze o semena z plodů dozrálých při sušení a že se ze všech plodů nevysypala všechna semena a hodnota je proto mírně podhodnocená.

Počet zralých plodů na rostlinu při seči byl ve třetím termínu (28. května) 0, ve čtvrtém (5. června) 0,12 (4,5 % z celkového počtu květů v daném termínu) a v pátém (13. června) 0,72 (27 %). Po týdnu sušení navíc dozrálo ve třetím termínu 0,12 (5,4 %) plodů na rostlinu, ve čtvrtém 1,5 (58 %) a v pátém 1,3 (48 %; Obr. 10 a 13, Tab. 6, Pozn. 9). Protože tyto termíny budou specifické pro jednotlivé roky, lokality a fenologické typy, charakterizoval jsem je také poměrem fází zralosti plodu namísto data (Tab. 7).

Úspěšnost přechodu ze semene na dospělou rostlinu potřebná k udržení kladné růstové rychlosti populace je při 2,5 plodech na rostlině 4,1 %. Při 0,72 plodech na rostlině (pátý termín při seči) by byla úspěšnost přechodu 14 %, při 0,12 plodech na rostlině (třetí termín po sušení, čtvrtý termín při seči) by byla úspěšnost přechodu 86 %. Nejvyšší běžně dosažitelná úspěšnost přechodu je okolo 20 – 25 % (Obr. 12) a v případech s vyšší potřebnou úspěšností přechodu by pravděpodobně došlo k poklesu velikosti populace.

Pro maximální úspěšnost přechodu 20 – 25 % je potřeba minimální podíl zralých nebo dozrálých plodů 16 – 20 %. Podíl zralých plodů tuto hranici překročil okolo 10. června (Tab. 6 a 7, Obr. 13) a toto datum lze považovat za kritický termín seče při zpracování biomasy na siláž. Podíl zralých a dozrálých plodů překročil potřebnou hranici okolo 1. června (Tab. 6, Obr. 13) a toto datum lze považovat za kritický termín seče při zpracování biomasy na seno. Během sušení byly schopné dozrát plody v kategorii zralosti „velký zelený plod“ a zralejších (Tab. 7) a termín, kdy podíl těchto plodů včetně plodů zralých při seči přibližně překročí potřebnou hranici, se shoduje s termínem, kdy tuto hranici překročí plody zralé a skutečně dozralé.

Poznámka 9: Celkový počet plodů, květů a poupat mírně stoupá (Obr. 10), zejména mezi třetím a čtvrtým termínem, což by mohlo mít vliv na přepočtení počtu zralých nebo dozrálých a dozrálých plodů na procenta (Obr. 13). V prvním termínu by pak vyšly nadhodnocené údaje. Nárůst mezi termíny je ale vzhledem k variabilitě v rámci termínů nízký, navíc hodnoty maxima nemají vliv na přepočtení nulových hodnot.



Obrázek 10: Závislost počtu plodů zralých při seči (+), počtu plodů zralých po týdnu sušení včetně plodů zralých při seči (x ----) a celkového počtu plodů, květů a poupat (Δ —) na rostlině na termínu seče. Datové body jsou ve vodorovném směru posunuty tak, aby body ležící nad sebou pocházely ze stejného výběru rostlin. Lomené čáry spojují průměry trojic výběrů.

Tabulka 6: Tabulka shrnuje vybrané poměry počtu květů, zralých plodů a zralých a dozrálých plodů v jednotlivých termínech. Poměry jsou vyjádřené jako procentuelní podíl skupiny plodů z uvedeného základu.

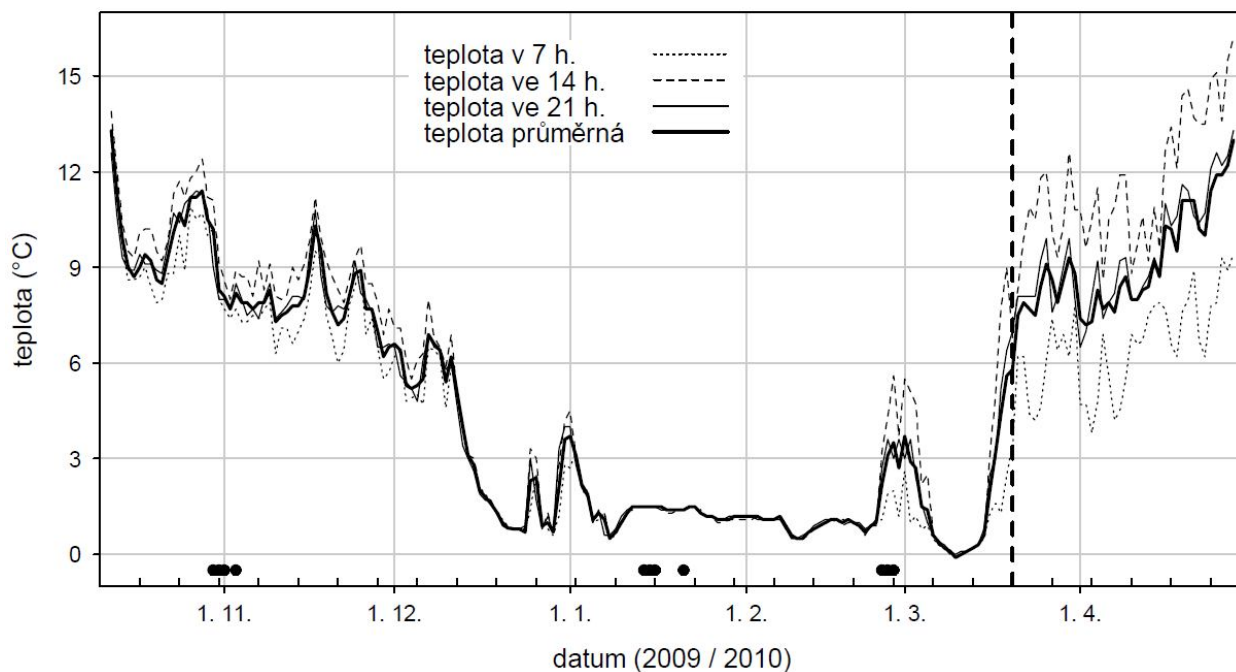
plody	základ	termín		
		3.	4.	5.
zralé	květy	0 %	4,5 %	27 %
zralé a dozralé	květy	5,4 %	62 %	74 %
zralé	zralé a dozralé	0 %	7,2 %	36 %
zralé	totéž v následujícím termínu	0 %	16 %	
zralé a dozralé	totéž v následujícím termínu	7,2 %	81 %	

Tabulka 7: Přejímová matice shrnuje, jaký podíl plodů dané kategorie nezralých plodů dozrál (přešel do kategorie puklý vysypaný plod), téměř dozrál (přešel do kategorie puklý nevysypaný plod) nebo nedozrál (přešel do některé nižší kategorie).

kategorie zralosti plodu	počet	nezralý		zralý	termín		
		nepuklý	puklý nevysypaný		3.	4.	5.
poupata, květy	87	(100 %)			53 %	6,5 %	5,6 %
malý	49	100 %	0 %	0 %	25 %	6,5 %	4,3 %
střední	49	53 %	43 %	4,1 %	13 %	15 %	5,6 %
velký zelený	112	4,5 %	24 %	71 %	9,4 %	45 %	19 %
žlutý nepuklý	70	0 %	5,7 %	94 %	0 %	20 %	24 %
puklý nevysypaný	27		3,7 %	96 %	0 %	1,9 %	15 %
puklý vysypaný	50			(100 %)	0 %	4,5 %	27 %

3.3 Semenná banka

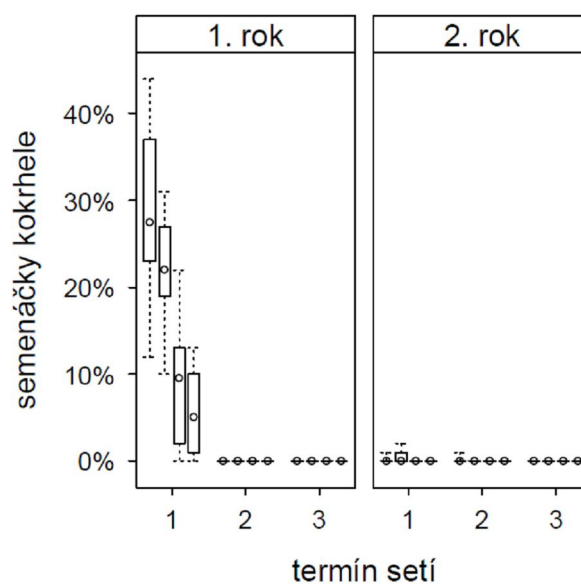
Termíny setí byly voleny podle průběhu teplot v předchozích letech. Skutečný průběh teplot v zájmové sezóně byl nakonec velmi příhodný, takže délky chladové stratifikace odpovídaly původnímu záměru. V první zimní sezóně (2009 / 2010) průměrné denní teploty okolo poloviny prosince prudce klesly z 6 °C na 1 °C, kde se s drobnými odchylkami držely celou zimu. Po polovině března teploty prudce stouply nad 7 °C a pod tuto hranici se již nevrátily. Jako konec zimy lze proto celkem spolehlivě označit 20. března (Obr. 11). Odpočítáváno od tohoto data, doba chladové stratifikace byla pro první termín setí 137 – 141 dní (20 týdnů; možná lépe 14 – 16 týdnů, počítáno od prosincového poklesu teplot), pro druhý termín 58 – 65 dní (9 týdnů) a pro třetí termín 21 – 23 dní (3 týdny). V druhé zimní sezóně se teploty držely okolo průměrné hodnoty, jen v polovině ledna se na několik dní zvýšily k 5 °C (Obr. 5).



Obrázek 11: Teploty 5 cm pod povrchem půdy v zimní sezóně 2009 / 2010 v meteorologické stanici v Českých Budějovicích. Vynesena je denní průměrná teplota (plná silná čára), teploty v 7, 14 a 21 hodin (tenké čáry), termín překročení 6 – 7 °C (svislá přerušovaná čára) a termíny setí (body). Značky na vodorovné ose znázorňují týdny.

V prvním roce po vysetí reaguje kokrhel velmi výrazně na termín setí. Po prvním termínu jsem našel v průměru 17 semenáčků v každém čtverci, po druhém a třetím termínu jsem nenašel žádný (Obr. 12). Velké rozdíly v počtu semenáčků mezi lokalitami jsou pravděpodobně způsobeny rozdíly v podmínkách prostředí. Nejnižší počty semenáčků pocházejí z lokality Ohrazení, která je od ostatních vegetačně odlišná (Tab. 3).

V druhém roce po vysetí vyrostlo semenáčků podstatně méně. Po prvním termínu setí jsem našel v průměru 0,18 semenáčku v každém čtverci (1 – 2 semenáčky v šesti čtvercích na dvou lokalitách), po druhém termínu jsem našel v průměru 0,025 semenáčku (1 semenáček na jedné lokalitě; Obr. 12).



Obrázek 12: Krabicový diagram znázorňující počty semenáčků kokrhele v jednotlivých plochách, zvlášť pro jednotlivé roky sčítání, termíny setí a lokality (lokality v tomto pořadí: Křenovice, Vrbenské rybníky, Vrcov, Ohrazení). Bod – medián, obdélník – mezikvartilové rozpětí, úsečky – rozsah.

4 Diskuze a závěr

4.1 Uchycování na neobsazených lokalitách

Za důkaz *dispersal limitation* je považováno založení životaschopné populace po dosetí semen na místě, kde se druh nevyskytuje. Naopak neschopnost založení životaschopné populace může ukazovat na *habitat limitation*, i když zde nemusí být důkaz jednoznačný (TURNBULL et al. 2000, MÜNZZBERGOVÁ 2004, VÍTOVÁ & LEPŠ 2011). Na dvou třetinách zkoumaných lokalit se byl kokrhel schopen úspěšně uchytit. Lze tedy říci, že je kokrhel omezován nedostatečnou schopností se šířit (*dispersal limitation*). Tento výsledek jsem očekával, protože semena kokrhele nejsou přizpůsobena k přirozenému šíření na velké vzdálenosti (KIVINIEMI & ERIKSSON 1999, BULLOCK et al. 2003) a produkce semen je také nízká (ŠERÁ & ŠERÝ 2004). Oba tyto faktory podmiňují *dispersal limitation* (EHRLÉN et al. 2006).

Na třetině lokalit došlo k významnému populačnímu propadu a uchycení nebylo úspěšné, z čehož usuzuji, že je kokrhel omezován i nevhodností některých habitatů (*habitat limitation*). Tento výsledek je ale potřeba interpretovat s ohledem na výběr lokalit (MÜNZZBERGOVÁ 2004). Lokality jsem vybíral tak, aby byly různorodé a zahrnovaly jak vhodné habitaty, tak habitaty na okraji ekologické niky kokrhele. Samotný fakt, že existují i nevhodná místa, ještě neukazuje na úbytek vhodných míst. Na úbytek vhodných míst z důvodu intenzifikace hospodaření ukazuje spíše obtížnost nalezení potenciálně vhodných lokalit při zakládání pokusu. Převážnou většinu luk v oblasti jsem považoval za příliš intenzivně obhospodařované a kokrhel jsem na ně vyséval jen výjimečně (i když na podzim je obtížné odhadnout intenzitu obhospodařování) a několik jsem jich musel z analýzy vyřadit z důvodu posečení před sčítáním rostlin (Pozn. 7).

V bakalářské práci jsem se podívoval nad tím, že se nejvíce semenáčků objevilo na vlhkých rovinatých místech, dokonce i s mírně vyšším množstvím živin (BLAŽEK 2009). Z terénní zkušenosti je známo, že kokrhel roste i na sušších a svažitéch místech, spíše s nižší produkcí biomasy (např. lokalita Hejdlov). Tuto terénní zkušenost vlastně kvantifikuje Bealsův index. Výsledky této práce ukázaly, že v druhém roce pozorování se charakteristiky vhodných lokalit přiblížily očekávaným. Podobně EHRLÉN et al. (2006) neprokázal korelaci přítomnosti semenáčků s Bealsovým indexem zatímco korelace přítomnosti dospělých rostlin s Bealsovým indexem již průkazná byla. To bude pravděpodobně způsobeno tím, že uchycování semenáčků je limitováno jinými faktory než kvetení a dozrávání plodů (podle MÜNZZBERGOVÁ 2004).

Jak jsem očekával, první rok pozorování nebyl dostatečný k určení, zda je daná lokalita vhodná nebo nikoliv (TURNBULL et al. 2000, EHRLÉN et al. 2006, VÍTOVÁ & LEPŠ 2011).

4.2 Reakce na časnou seč

4.2.1 Regenerace

Schopnost regenerace kokrhele je vzhledem k jednoletosti rostliny a absenci zásobních orgánů omezená. Výsledky této práce ukázaly, že za určitých podmínek jsou rostliny schopné zregenerovat a i normálně nevětvené rostliny dovedou vytvořit postranní výhonky. Úspěšnost regenerace je statisticky závislá na všech měřených vlastnostech rostlin (výška rostliny, počet ustřižených nodů, počet zbylých listů, fenologická fáze), ty jsou ale korelované také navzájem. Nelze proto rozlišit, která z nich má prvotní význam pro regeneraci a jen obtížně by to šlo ověřit manipulativním experimentem.

Zřejmě nejdůležitější podmínkou pro úspěšnou regeneraci je minimální množství listů (4 – 5), které na rostlině po seči zbudou. Tyto listy rostlině zajistí dostatek energie pro vytvoření nových postranních výhonků. HUHTA et al. (2000) uvádí, že rostlinám kokrhele střiženým v 6 cm nezbyl žádný list a všechny uhynuly. Rostlinám střiženým ve 13 cm zbyly 1 – 2 olistěné nody a měly poloviční výšku a třetinu květů oproti kontrolním rostlinám (neuvádí podíl uhynulých rostlin, zřejmě jde o průměrné hodnoty výšky rostlin a počtu plodů včetně případně uhynulých rostlin). Bylo zde tedy potřeba podobné množství listů pro úspěšnou regeneraci, přestože šlo o naprosto odlišné klimatické podmínky a fenologický typ. Pokus proběhl v severním Finsku na začátku července a kontrolní rostliny byly na konci vegetační sezóny přibližně 35 cm vysoké, s 5 – 7 větvemi a 15 – 20 plody na rostlině (Kap. 2.2.1).

Dalším faktorem, který by mohl mít přímý vliv na regeneraci je fenologická fáze sečených rostlin (např. vyčerpání rostlin). Ukázalo se, že jakmile rostlina vykveté, již nezregeneruje.

S postupujícím časem rostlinám spodní zastíněné listy v zapojeném porostu přirozeně opadávají. Proto v polovině května rostliny regenerují ve značné míře, zatímco na přelomu května a června již prakticky neregenerují. Kromě termínu seče ovlivňuje úspěšnost regenerace také výška seče. Při seči ve vyšší výšce rostlinám zbylo více listů, proto zregenerovaly lépe a mohly zregenerovat i v pozdějších termínech. Navíc část rostlin byla nižší než výška seče (zejména při vyšších výškách seče a časnějších termínech, tato data jsem bohužel nezaznamenával), což také zvýší produkci semen.

Dostatečné množství rostlin pro udržení kladné růstové rychlosti populace zregeneruje, pokud rostlinám useknutým v průměrné výšce seče zbudou v průměru alespoň 4 listy. Takto definovaná podmínka by mohla být použitelná i pro jiné výšky seče, pro jiné roky a pro jiné lokality s jinými podmínkami prostředí a jinými fenologickými typy kokrhele. Na Hejdlově byla v roce 2011 tato podmínka splněna přibližně do 18. května. Upravením výšky seče lze posunovat kritický termín v rozmezí až několika týdnů.

4.2.2 Dozrávání

Počet plodů, ať už zralých při seči nebo zralých po sušení, s časem pochopitelně stoupá. Cílem bylo určit termín, od kdy je kokrhel schopen vyprodukovat dostatečné množství semen, aby nedošlo k poklesu velikosti jeho populace. Na základě porovnávání úspěšností přechodu ze semene na dospělou rostlinu nutných k udržení nulové růstové rychlosti populace pro jednotlivé kombinace termínu seče a způsobu zpracování biomasy s maximální běžně dosahovanou úspěšností přechodu jsem usoudil, že kritické termíny byly přibližně 1. června pro zpracování biomasy na seno a 10. června pro zpracování biomasy na siláž.

Pro jiné lokality a roky lze tyto termíny odhadnout jako okamžik, kdy množství plodů zralých při seči nebo zralých po sušení překročí určitou minimální hranici. Tu spočítáme pomocí vzorce navrženého v metodice. V něm je kromě veličin, které můžeme na rostlinách přímo spočítat (počet semen na plod, počet zralých plodů), ještě nejvyšší běžně dosažitelná úspěšnost přechodu. Tu opět spočteme podle vzorce navrženého v metodice. Je zde potřeba zdůraznit, že jí musíme odhadovat z podmínek, ve kterých můžeme maximálně omezit vliv příliš vysoké hustoty kokrhele. Stálé populace bývají semeny přesyceny a v důsledku zvýšené vnitrodruhové konkurence a vnitrodruhového parazitismu se zvyšuje mortalita semenáčků (VAN HULST et al. 1987, MUDRÁK & LEPŠ 2010) a tedy snižuje úspěšnost přechodu. Zatímco maximální úspěšnost přechodu zde byla okolo 25 % a některé studie jí odhadují i vyšší (WESTBURY et al. 2006), ve stálých populacích se běžně pohybuje v rozmezí 0,5 – 6 % (vlastní pozorování, TER BORG 1985 k. v., KELLY 1989, MUDRÁK & LEPŠ 2010).

Množství plodů zralých po sušení sena lze spolehlivě odhadnout již před sečí. Výsledky této práce ukazují, že během sušení zpravidla dozrají plody, které dosahují při seči velikosti zralých plodů, byť jsou v tu dobu ještě zelené, dužnaté a nepuklé.

Pokud v důsledku časně seče přijde populace kokrhele o produkci semen jen z části, nemusí to její populační dynamiku nijak ovlivnit. Tyto ztráty rostliny úspěšně kompenzují sníženou mortalitou semenáčků a zvýšením produkce semen jednotlivých rostlin (VAN HULST et al. 1987, KELLY 1989, MUDRÁK & LEPŠ 2010). V této práci jsem odhadl únosnou ztrátu až na 84 % (Pozn. 10). Můžeme jen spekulovat, zda by i tak obrovská ztráta produkce semen mohla být skutečně kompenzována sníženou mortalitou semenáčků a plodností rostlin. Jisté však je, že téměř stoprocentní ztráty semen při seči na počátku období dozrávání plodů již kokrhel kompenzovat není, ale i malý (týdenní) posun seče umožňující dozrání alespoň části plodů navíc může mít zásadní vliv na další vývoj populace.

Pozn. 10: Nutno přiznat, že jde pouze o odhad založený na často neověřených předpokladech. (Byla by na Hejdlově maximální úspěšnost přechodu stejná jako u vyšetých semen u Křenovic a u Vrbenských rybníků? Vyprodukovaly plody v průměru 10 semen? Klíčí semena dozralá při sušení stejně dobře jako semena zralá při seči?) Například vím, že se z některých plodů nevysypala všechna semena. Bylo by možné do vzorců zahrnout zvlášť plody vysypané jen z části, ale nepovažuji za účelné vzorce komplikovat více, než jsou nyní.

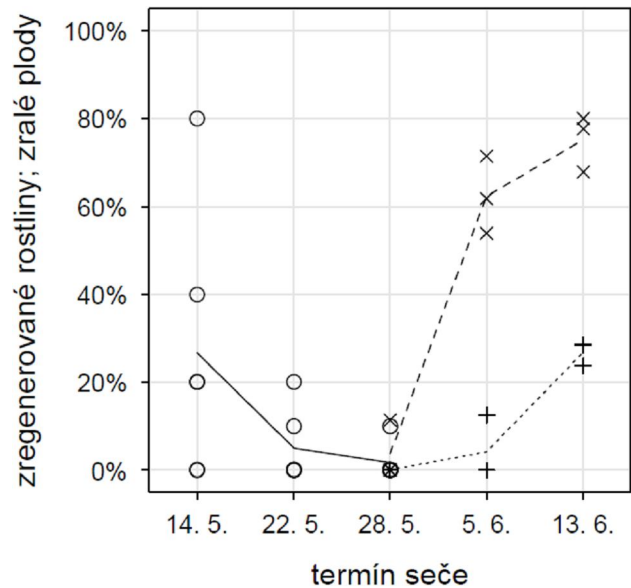
SMITH et al. (1996b) uvádí, že jsou semena kokrhele schopná dozrávat během sušení, ale (podobně jako v této práci) nezachytával semena vypadané před sečí, takže z jeho výsledků nelze odvodit, jak významný podíl dozrálá semena tvoří. V této práci jsem odhady založil na počtu plodů (ty lze spočítat i po vysypání semen) a průměrném počtu semen na plod. Množství plodů dozrálých při sušení může v závislosti na termínu seče tvořit i více než 50 % z celkového množství květů. Sušení sena zvyšuje produkci semen o desítky procent oproti zpracování biomasy na siláž (Tab. 6) a posouvá kritický termín seče na termín o týden časnější.

4.2.3 Syntéza

Časná seč přibližně v době květu kokrhele může způsobit, že kokrhel přijde až o veškerou produkci semen. Mnoho autorů upozorňuje na fatální důsledky seče v době květu kokrhele (SMITH et al. 2000, MAGDA et al. 2004, BULLOCK & PYWELL 2005, WESTBURY 2005). Rostliny mají několik možností, jak se s časnou sečí vyrovnat a ztráty produkce semen minimalizovat. Mohou být tak malé, že ještě nejsou useknuty a po seči normálně pokračují ve vývoji (tuto možnost jsem nezkoumal). Pokud jsou useknuty, musí ještě před sečí vyprodukovat dostatečné množství semen (nebo je uvolnit alespoň během sušení sena po seči) nebo musí být schopny vytvořit nové postraní výhony a vykvést napodruhé. Na Hejdlově však byla na

přelomu května a června mezi termíny do kdy je kokrhel schopen dostatečně zregenerovat a od kdy je schopen vyprodukovat dostatečné množství semen přibližně 3 týdny prodleva, při sušení sena byla o týden kratší (Obr. 13). Je-li louka s výskytem kokrhele posekána v tomto kritickém období, dojde na ní během jednoho až několika málo let k velkému populačnímu propadu až vyhubení populace.

Na lokalitě Hejdlov roste velmi časný, nízký, nevětvený typ s velmi malým množstvím květů. Vegetace je spíše sušší, oligotrofní, s malým množstvím nadzemní biomasy. Pokusím se navrhnout, jak by se mohly kritické termíny změnit pro pozdnější typy a pro produkčnější stanoviště.



Obrázek 13: Souhrnný graf závislosti reakce kokrhele na časnou seč. Jako procento je vyneseno počet zregenerovaných rostlin po seči (○ ———), počet plodů zralých při seči (+) a počet plodů zralých po týdnu sušení včetně plodů zralých při seči (× - - - - -) ve výběru v závislosti na termínu seče. Data jsou proložena spojnicemi průměrných výběrů se stejnými zásahy.

Pozdní typy kvetou později a dá se tedy vcelku oprávněně předpokládat, že se u nich konec kritického období posune na pozdější termín, na dobu začátku jejich kvetení a sušení sena bude mít přibližně stejný význam na dozrávání plodů. Větší množství plodů na rostlině snižuje obvyklou úspěšnost přechodu ze semene na dospělou rostlinu TER BORG (1985), otázkou ale je, zda ovlivní maximální úspěšnost přechodu a tedy minimální množství zralých plodů potřebných k udržení kladné růstové rychlosti populace. Naopak počátek kritického období se v závislosti na fenologickém typu měnit nemusí, protože spodní listy, jako podmínka pro úspěšnou regeneraci, budou odpadávat všem typům stejně v závislosti na hustotě vegetace.

Na produkčnějších stanovištích začne hustota vegetace dříve dosahovat hodnot, při kterých v důsledku zastínění kokrheli odpadávají spodní listy. Rostliny tak dříve přijdou o zdroj energie nutný k úspěšné regeneraci a počátek kritického období se posune na dřívější termín. Hustota vegetace nemá sice vliv na dobu kvetení, přesto na konec kritického období mít vliv může. Na produkčních místech se totiž zvyšuje mortalita semenáčků a tím se omezuje možnost kompenzace snížené produkce semen sníženou mortalitou semenáčků.

Klimatické podmínky daného roku a lokality posouvají kritické termíny pro regeneraci i dozrávání přibližně stejně. Posouvají tedy kritické období, ale nemění jeho délku. Hejdlov je sice výše položená lokalita, ale ne nijak výrazně. Fenologický posun celého společenstva oproti níže položeným loukám v okolí byl nejvýše týden.

Z předchozí úvahy (byť není dostatečně podložena daty) plyne, že 2 – 3 týdenní kritické období nalezené na Hejdlově je jedním z nejkratších. Na ostatních lokalitách může být i o několik týdnů delší, jeho pozice na přelomu května a června bude přibližně stejná. Netypicky se chovající rostliny nebo semenná banka (Kap. 4.3) mohou sice populaci zachránit před okamžitým vyhynutím, opakovaná seč v tomto termínu by ale stejně za několik málo let populaci vyhubila. Provádění seče v přibližně stejnou dobu na rozsáhlých územích navíc znemožňuje kompenzaci ztrát produkce semen na lokalitě přísunem semen ze sousedních míst.

4.3 Semenná banka

Často se píše, že kokrhel menší má pouze přechodnou semennou banku (tzn., že všechna semena klíčí na jaře následujícího roku). Některé studie však prokázaly přítomnost vytrvalé semenné banky (TER BORG 1985, PONS 1991, THOMPSON et al. 1997). Odhady množství semen schopných klíčit v druhém a dalším roce se různí, s maximem i přes 20 %, životnost semen se odhaduje až na 4 roky. Výsledky této práce potvrzují, že je vytrvalá semenná banka v malé míře přítomná a tvoří v druhém roce v průměru 0,18 % a max 2 % z vyšetřovaných semen. Přestože počet semenáčků v druhém roce je v průměru velmi nízký, může pro jednotlivé lokality tvořit až několik procent z množství semenáčků v prvním roce. Kolik let jsou semena schopna v půdě

přežit pochopitelně nelze ve dvouletém pokusu stanovit, chci ale v příštích letech ve sledování těchto ploch pokračovat.

Semena klíčí po 2 – 3 měsících chladové stratifikace při teplotách blízkých 0 °C (GIBSON & WATKINSON 1991, WESTBURY 2004, TER BORG 2005). Proto je přirozené, že po setí v zimních termínech jsem v prvním roce nenalezl žádné semenáčky. Protože lednový termín setí byl na hranici délky potřebné chladové stratifikace, čekal jsem, že v prvním roce vyklíčí alespoň malé množství semen. Zřejmě je ale 9 týdnů pro kokrhel v našich podmínkách příliš krátká doba chladové stratifikace.

Z výsledků TER BORG (2005) lze usoudit, že by mohla větší semenná banka vznikat v důsledku nedostatečné chladové stratifikace po krátké zimě. V této práci ale semena, která prošla pouze krátkou chladovou stratifikací v první zimě, nevyklíčila ani po normálně dlouhé chladové stratifikaci v druhé zimě. To by mohlo znamenat, že při nedostatečné chladové stratifikaci semena hynou. Pravděpodobnější vysvětlení však zřejmě není v biologii druhu, ale v použité metodice. I přes veškerou snahu zasít semena co nejlíže k zemi mohla způsobit uhynutí semen prudká změna teplot z pokojové teploty na bod mrazu.

KELLY (1989) navrhl, že by velké množství semen mohlo zůstat dormantních po velmi suchém jaru. K tomu ho vedlo pozorování, že na lokalitě našel vyšší množství semenáčků, než kolik v předchozím velmi suchém roce populace vyprodukovala semen. V pokusu zkoumajícím uchycování kokrhele na neobsazených lokalitách (Kap. 2.1) jsem pozoroval podobný jev. Na lokalitě umístěné na středu lesní cesty odpolodila na okraji pokusných ploch pouze 1 rostlina s malým množstvím plodů (ostatní rostliny byly pošlapány při kácení stromu přímo na lokalitě). V dalším roce jsem na lokalitě našel 150 semenáčků, z nichž jen velmi malé množství rostlo mimo pokusné plochy. Jediné možné vysvětlení je právě kompenzace ztráty produkce semen pomocí vytrvalé semenné banky. Příčina vzniku semenné banky však v tomto případě není jasná.

Vytrvalá semenná banka je tedy u kokrhele menšího přítomná. Odhady její velikosti se značně rozcházejí, což může být důsledek velké meziroční variability v množství dormantních semen. Pokud vytrvalá semenná banka vzniká ve větším množství jen na základě nepříznivých abiotických vlivů prostředí (krátká zima, suché jaro), může to být účinné přizpůsobení na ztráty produkce semen způsobené těmito vlivy. Ač se takové chování jeví jako velmi pravděpodobné, zatím se jej nepodařilo v této ani v jiné studii spolehlivě prokázat (KELLY 1989, TER BORG 2005). Všeobecně ale velmi malá semenná banka nemůže dlouhodobě kompenzovat každoroční ztráty produkce semen způsobené nevhodným termínem seče.

4.4 Shrnutí, praktické aplikace

V této práci se ukázalo, že změna hospodaření v krajině je jednou z příčin ústupu kokrhele. Schopnost uchycovat se na nových lokalitách ukazuje, že kokrhel není schopen překonat příliš velké vzdálenosti mezi místy, kde by mohl růst. Tím je narušena jeho metapopulační struktura, což vede k postupnému ubývání populací. Navíc obtížnost nalezení takových míst ukazuje na to, že míst vhodných pro jeho růst v krajině není mnoho, i když to tak na první pohled nevypadá. Luk je sice ve studované oblasti dostatek, málokterá je ale vhodná.

Rešerše literatury (zejména Kap. 1.3.5) i výsledky experimentů ukazují, že i v lokálním měřítku kokrheli intenzifikace zemědělství vadí, a to dosti obecně. Zavedení prakticky jakéhokoliv moderního zemědělského postupu mu působí potíže, ať již zvyšuje mortalitu semenáčků nebo snižuje produkci semen. S každou dílčí změnou by se kokrhel dovedl částečně vyrovnat, jejich kombinace je pro něj ale smrtelná. Přitom četnější seč, výroba siláže a hnojení jsou navzájem funkčně spjaté a odděleně se používají jen zřídka (ZECHMEISTER et al. 2003).

Změna hospodaření v lokálním i krajinném měřítku však vadí nejen kokrheli, ale i mnoha dalším lučním rostlinám. V důsledku fragmentace krajiny a intenzifikace zemědělských postupů ubývají dříve běžné druhy, mění se celá společenstva a snižuje se jejich diverzita (ZECHMEISTER et al. 2003, HODGSON et al. 2005, WESTBURY 2005, KIVINIEMI 2008). Úbytek druhů může být dokonce větší, než se může na první pohled zdát. Vytrvalé rostliny mohou na místě přetrvávat mnoho let po té, co se pro ně stalo nevhodným, aniž by byly schopné se tam znovu uchytit. Takové zbytkové populace jsou vlastně odsouzeny k zániku a je možné, že takto čeká na vymření značná část lučních druhů (tzv. *extinction debt*, KUUSSAARI et al. 2009). Ukázalo se, že rozšíření mnoha vytrvalých rostlin neodpovídá vhodnosti habitatů v současnosti, ale vhodnosti v minulosti (EHRLÉN et al. 2006). Kokrhel, jako jedna z mála jednoletých lučních rostlin, navíc s velmi malou semennou bankou, reaguje na změnu vhodnosti habitatu velmi rychle a může se využít jako druh indikující změnu podmínek a varující před budoucím úbytkem dalších druhů (LINDBORG et al. 2005).

Z pohledu ekologie (čisté vědy) by bylo korektní zde diskuzi ukončit. Ze zemědělského pohledu bych zde měl připomenout, že posečení louky v době květu kokrhele je zapomenutý, ale stále účinný způsob, jak se rychle zbavit tohoto nepříjemného parazita. Z pohledu ochrany přírody bych se naopak měl zamyslet nad možnostmi, jak zabránit jeho ústupu. Protože je mi pohled ochrany přírody blízký, věnuji mu ještě několik odstavců.

Považujeme-li ústup kokrhele za negativní jev, kterému je dobré zabránit, je potřeba jej řešit komplexně. Nezaměřit se tedy pouze na tento druh, ale společenstvo jako celek. Brát v úvahu i další druhy rostlin a živočichů (především bezobratlí živočichové se chovají podobně jako jednoleté rostliny bez semenné banky a na velké vzdálenosti se šíří velmi omezeně; osobní

sdělení: Konvička M. 2008). Zabývat se řešením zatím skrytého úbytku druhů mezických luk v důsledku intenzifikace hospodaření a kokrhel využít jako druh indikující takové případy. Zároveň je třeba pamatovat i na praktický zemědělský pohled na věc. Ukázalo se, že existence druhově bohatých luk je podmíněna tradičními způsoby hospodaření. Ty jsou ale v současné době značně nerentabilní a zemědělci si nemohou běžně dovolit takto hospodařit (ISSELSTEIN et al. 2005).

Tuto překážku mají řešit agroenvironmentální opatření (AEO; ODKAZ 6) – finanční kompenzace ušlého zisku těm zemědělcům, kteří se vzdají intenzivních zemědělských postupů. Současné podmínky pro vyplácení plateb AEO jsou však celkově považovány za málo účinné (COULSON et al. 2001, ZECHMEISTER et al. 2003, HODGSON et al. 2005, MLÁDEK et al. 2006, PYWELL et al. 2007). Na lokalitách s výskytem kokrhele je sice možnost omezit množství dodávaných hnojiv, ale možnost posunu termínu seče na pozdější termín je omezená pouze na zvláště chráněná území (a i tam je pro mezofilní louky pouze jedna varianta pozdní seče, a to až příliš pozdní; Pozn. 1). Ve většině případů lze podmínky pro pobírání plateb AEO splnit i při časně seči soustředěné do velmi krátkého období.

Cílem ochrany přírody by tedy měla být snaha upravit nastavení podmínek pro pobírání plateb AEO tak, aby vyplácené prostředky zajišťovaly ochranu přírody co nejúčinněji. Tedy jednak upřesnit podmínky vyplácení dotací tak, aby hospodaření v lokálním měřítku odpovídalo nárokům společenstev, a potom umožnit lepší regulaci podmínek i mimo zvláště chráněná území, aby mohlo dojít k obnově funkčních metapopulací v krajinném měřítku.

4.5 Závěr

Výsledky této práce objasňují chování kokrhele v citlivých fázích jeho životního cyklu. Ukazují, že kokrhel je těžce postižen změnami ve způsobu hospodaření v biotopech jeho výskytu i změnou využívání krajiny, a že tyto změny skutečně mohou být příčinou jeho ústupu. Jde však jen o dílčí studii zaměřenou na jeden konkrétní druh, zatímco problematika se týká celé řady dalších, nejen rostlinných druhů. Intenzifikace hospodaření na loukách vede ke změně celých společenstev a k degradaci druhově bohatých luk. Cílem ochrany přírody by proto měla být ochrana těchto biotopů jako celku.

5 Použité zdroje

5.1 Odkazy

ODKAZ 1 (10. 12. 2011): <http://opr.zf.jcu.cz/vyuka.php?PredToView=5> (učební texty kurzu Lukařství a pastvinářství; Zemědělská fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích).

ODKAZ 2 (10. 12. 2011): http://web2.mendelu.cz/af_222_multitext/trek/ (multimediální učební texty: Travinné ekosystémy; Agronomická fakulta Mendelovy zemědělské a lesnické univerzity v Brně).

ODKAZ 3 (10. 12. 2011): <http://www.czso.cz/csu/2011edicniplan.nsf/p/0001-11> (Statistická ročenka České Republiky 2011; Český statistický úřad).

ODKAZ 4 (10. 12. 2011): http://www.czso.cz/csu/redakce.nsf/i/bilance_pudy (Bilance půdy; Český statistický úřad).

ODKAZ 5 (10. 12. 2011): http://www.czso.cz/csu/redakce.nsf/i/cr_od_roku_1989#09 (Česká republika od roku 1989 v číslech; Český statistický úřad).

ODKAZ 6 (10. 12. 2011):

http://eagri.cz/public/web/file/106992/_11_03_09_AEO_metodika_2011.pdf (Metodika k provádění nařízení vlády č. 79/2007 Sb., o podmínkách provádění agroenvironmentálních opatření, ve znění pozdějších předpisů; Ministerstvo životního prostředí).

ODKAZ 7 (10. 12. 2011): http://eagri.cz/public/web/file/131489/Prirucka_pro_zadatele_2011.pdf (Příručka pro žadatele: Jednotná žádost (SAPS, Top-Up, LFA, Natura 2000, Dojnice, AEO, SSP, STP), Žádost o zařazení AEO, Žádost o změnu zařazení AEO; Státní zemědělský intervenční fond).

ODKAZ 8 (10. 12. 2011):

http://eagri.cz/public/web/file/1020/Definitivni_verze_HRDP_platna_k_21_7_2008.pdf (Horizontální plán rozvoje venkova ČR pro období 2004 – 2006, aktualizovaná verze červenec 2008; Ministerstvo zemědělství).

5.3 Odborná literatura

- ABRHAM Z. & KOVÁŘOVÁ M. (2007): Technologie a ekonomika tuhých biopaliv z travních porostů. In: ANON., *Ekológia trávneho porastu VII: zborník príspevkov z medzinárodnej vedeckej konferencie*. SCPV – Výskumný ústav trávnych porastov a horského poľnohospodárstva, Banská Bystrica, pp. 426 – 431.
- AMELOOT E., VERHEYEN K., BAKKER J. P., DE VRIES Y. & HERMY M. (2006): Long-term dynamics of the hemiparasite *Rhinanthus angustifolius* and its relationship with vegetation structure. *Journal of Vegetation Science* 17: 637 – 646.
- BLAŽEK P. (2009): *Čím je omezováno rozšíření poloparazitické rostliny kokrhele menšího (Rhinanthus minor)?* Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- TER BORG S. J. (1985): Population biology and habitat relations of some hemiparasitic *Scrophulariaceae*. In: WHITE J. (ed.), *The population structure of vegetation*, Junk, Dordrecht, pp. 463 – 487.
- TER BORG S. J. (2005): Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. *Folia Geobotanica* 40: 243 – 260.
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca.
- BULLOCK J. M., MOY I. L., COULSON S. J. & CLARKE R. T. (2003): Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. *Ecography* 26: 692 – 704.
- BULLOCK J. M. & PYWELL R. F. (2005): *Rhinanthus*: a tool for restoring diverse grassland? *Folia Geobotanica* 40: 273 – 288.
- CAMERON D. D., HWANGBO J.-K., KEITH A. M., GENIEZ J.-M., KRAUSHAAR D., ROWNTREE J. & SEEL W. E. (2005): Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts: from the cell to the ecosystem. *Folia Geobotanica* 40: 217 – 229.
- CAMERON D. D., COATS A. M. & SEEL W. E. (2006): Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany* 98: 1289 – 1299.
- CAMERON D. D., GENIEZ J.-M., SEEL W. E. & IRVING L. J. (2008): Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany* 101: 573 – 578.
- CAMERON D. D., WHITE A. & ANTONOVICS J. (2009): Parasite–grass–forb interactions and rock–paper–scissor dynamics: predicting the effects of the parasitic plant *Rhinanthus minor* on host plant communities. *Journal of Ecology* 97: 1311 – 1319.

- CARRUTHERS W. (1903): Weeds and Poisonous Plants. *Journal of the Royal Agricultural Society of England* 64: 305 – 309.
- COULSON S. J., BULLOCK J. M., STEVENSON M. J. & PYWELL R. F. (2001): Colonisation of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204 – 216.
- DAVIES D. M., GRAVES J. D., ELIAS C. O. & WILLIAMS P. J. (1997): The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biological Conservation* 82: 87 – 93.
- DUCARME V., VRANCKEN J. & WESSELLINGH R. A. (2010): Hybridization in annual plants: patterns and dynamics during a four-year study in mixed *Rhinanthus* populations. *Folia Geobotanica* 45: 387 – 405.
- DUCARME V. & WESSELLINGH R. A. (2010): Performance of two *Rhinanthus* species under different hydric conditions. *Plant Ecology* 206: 263 – 277.
- EHRLÉN J., MÜNZBERGOVÁ Z., DIEKMANN M. & ERIKSSON O. (2006): Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment. *Journal of Ecology* 94: 1224 – 1232.
- ELLENBERG H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULIBEN D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1 – 258.
- GIBSON C. C. & WATKINSON A. R. (1989): The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78: 401 – 406.
- GIBSON C. C. & WATKINSON A. R. (1991): Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86: 81 – 87.
- GIBSON C. C. & WATKINSON A. R. (1992): The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia* 89: 62 – 68.
- HEJCMAN M., SCHELLBERG J. & PAVLŮ V. (2011): Competitive ability of *Rhinanthus minor* L. in relation to productivity in the Rengen Grassland Experiment. *Plant Soil and Environment* 57: 45 – 51.
- DE HULLU E., BROUWER T & TER BORG. S. J. (1985): Analysis of the demography of *Rhinanthus angustifolius* populations. *Acta Botanica Neerlandica* 34: 5 – 22.
- VAN HULST R., SHIPLEY B. & THÉRIAULT A. (1987): Why is *Rhinanthus minor* (Scrophulariaceae) such a good invader? *Canadian Journal of Botany* 65: 2373 – 2379.
- HODGSON J. G., GRIME J. P., WILSON P. J., THOMPSON K. & BAND S. R. (2005): The impacts of agricultural change (1963 – 2003) on the grassland flora of Central England: processes and prospects. *Basic and Applied Ecology* 6: 107 – 118.

- HOPKINS A., PYWELL R. F., PEEL S., JOHNSON R. H. & BOWLING P. J. (1999): Enhancement of botanical diversity of permanent grassland and impact on hay production in Environmentally Sensitive Areas in the UK. *Grass and Forage Science* 54: 163 – 173.
- HUHTA A.-P., TUOMI J. & RAUTIO P. (2000): Cost of apical dominance in two monocarpic herbs, *Erysimum strictum* and *Rhinanthus minor*. *Canadian Journal of Botany* 78: 591 – 599.
- HWANGBO J.-K. & SEEL W. E. (2002): Effects of light availability on attached *Rhinanthus minor* (L.), an angiospermatic root hemiparasite. *Journal of Plant Biology* 45: 102 – 106.
- ISSELSTEIN J., JEANGROS B. & PAVLŮ V. (2005): Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe – a review. *Agronomy Research* 3: 139 – 151.
- CHYTRÝ M. & RAFAJOVÁ M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia* 75: 1 – 15.
- KELLY D. (1989): Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Live cycle variation in annuals and strict biennials. *Journal of Ecology* 77: 747 – 769.
- KIVINIEMI K. (2008): Effects of fragment size and isolation on the occurrence of four short-lived plants in semi-natural grasslands. *Acta Oecologica* 33: 56 – 65.
- KIVINIEMI K. & ERIKSSON O. (1999): Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. *Oikos* 86: 241 – 253.
- KUČEROVÁ J. (1974): Rozbor floristicko-fytogeografických poměrů Lišovského prahu a jižní části Tábořské pahorkatiny v jižních Čechách. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, přírodní vědy* 14, Supplementum 1.
- KUUSSAARI M., BOMMARCO R., HEIKKINEN R. K., HELM A., KRAUSS J., LINDBORG R., ÖCKINGER E., PÄRTEL M., PINO J., RODÀ F., STEFANESCU C., TEDER T., ZOBEL M. & STEFFAN-DEWENTER I. (2009): Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 564 – 571.
- LINDBORG R., COUSINS S. A. O. & ERIKSSON O. (2005): Plant species response to land use change – *Campanula rotundifolia*, *Primula veris* and *Rhinanthus minor*. *Ecography* 28: 29 – 36.
- MAGDA D., DURU M. & THEAU J.-P. (2004): Defining management rules for grasslands using weed demographic characteristics. *Weed Science* 52: 339 – 345.
- MATTHIES D. (1995): Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology* 83: 245 – 251.
- MLÁDEK J., PAVLŮ V., HEJCMAN M. & GAISLER J. (eds.) (2006): *Pastva jako prostředek údržby trvalých travních porostů v chráněných územích*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

- MUDRÁK O. & LEPŠ J. (2010): Interactions of the hemiparasitic species *Rhinanthus minor* with its host plant community at two nutrient levels. *Folia Geobotanica* 45: 407 – 424.
- MÜNZBERGOVÁ Z. (2004): Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854 – 867.
- MÜNZBERGOVÁ Z. & HERBEN T. (2004): Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species. *Oikos* 105: 408 – 414.
- OLMSTEAD R. G., DEPAMPHILIS C. W., WOLFE A. D., YOUNG N. D., ELISONS W. J. & REEVES P. A. (2001): Disintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany* 88: 348 – 361.
- PHOENIX G. K. & PRESS M. C. (2005): Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae). *Journal of Ecology* 93: 67 – 78.
- PONS T. L. (1991): Dormancy, germination and mortality of seeds in a chalk-grassland flora. *Journal of Ecology* 79: 765 – 780.
- PYWELL R. F., BULLOCK J. M., WALKER K. J., COULSON S. J., GREGORY S. J. & STEVENSON M. J. (2004): Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *Journal of Applied Ecology* 41: 880 – 887.
- PYWELL R. F., BULLOCK J. M., TALLOWIN J. B., WALKER K. J., WARMAN E. A. & MASTERS G. (2007): Enhancing diversity of species-poor grasslands: an experimental assessment of multiple constraints. *Journal of Applied Ecology* 44: 81 – 94.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2009): *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Wien.
- SEEL W. E. & PRESS M. C. (1993): Influence of the host on three sub-Arctic annual facultative root hemiparasites. I. Growth, mineral accumulation and above-ground dry-matter partitioning. *New Phytologist* 125: 131 – 138.
- SEEL W. E. & PRESS M. C. (1996): Effects of repeated parasitism by *Rhinanthus minor* on the growth and photosynthesis of a perennial grass, *Poa alpina*. *New Phytologist* 134: 495 – 502.
- SCHAFFERS A. P. & SÝKORA K. V. (2000): Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11: 225 – 244.
- SKLENIČKA P. (2002): Temporal changes in pattern of one agricultural Bohemian landscape during the period 1938-1998. *Ekológia* 21: 181 – 191.
- SLAVÍK B. (ed.) (2000): *Květena České Republiky 6*. Academia, Praha.
- SMITH R. S., CORKHILL P., SHIEL R. S. & MILLWARD D. (1996a): The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. 2. Effects of grazing, cutting

- date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward. *Grass and Forage Science* 51: 292 – 305.
- SMITH R. S., PULLAN S. & SHIEL R. S. (1996b): Seed shed in the making of hay from mesotrophic grassland in a field in Northern England: effects of hay cut date, grazing and fertilizer in a split-split-plot experiment. *Journal of Applied Ecology* 33: 833 – 841.
- SMITH R. S., SHIEL R. S., MILLWARD D. & CORKHILL P. (2000): The interactive effects of management on the productivity and plant community structure of an upland meadow: an 8-year field trial. *Journal of Applied Ecology* 37: 1029 – 1043.
- SMITH R. S., SHIEL R. S., MILLWARD D., CORKHILL P. & SANDERSON R. A. (2002): Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial. *Journal of Applied Ecology* 39: 279 – 293.
- STATSOFT, INC. (2011): STATISTICA (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com.
- STRYKSTRA R. J., VERWEIJ G. L. & BAKKER J. P. (1997): Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 387 – 401.
- ŠERÁ B. & ŠERÝ M. (2004): Number and Weight of Seeds and Reproductive Strategies of Herbaceous Plants. *Folia Geobotanica* 39: 27 – 40.
- TĚŠITEL J., PLAVCOVÁ L. & CAMERON D. D. (2010): Heterotrophic carbon gain by the root hemiparasites, *Rhinanthus minor* and *Euphrasia rostkoviana* (Orobanchaceae). *Planta* 231: 1137 – 1144.
- THOMPSON K., BAKKER J. P. & BEKKER R. M. (1997): *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TICHÝ L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451 – 453.
- TURNBULL L. A., CRAWLEY M. J. & REES M. (2000): Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225 – 238.
- VÍTOVÁ A. & LEPŠ J. (2011): Experimental assessment of dispersal and habitat limitation in an oligotrophic wet meadow. *Plant Ecology* 212: 1231 – 1242.
- WATLING J. R. & PRESS M. C. (2001): Impacts of Infection by Parasitic Angiosperms on Host Photosynthesis. *Plant Biology* 3: 244 – 250.
- WESTBURY D. B. (2004): *Rhinanthus minor* L. *Journal of Ecology* 92: 906 – 927.
- WESTBURY D. B. (2005): *Rhinanthus minor* (Yellow rattle) – Grassland weed or the ecologist's friend? In: ANON., *Broomrape biology, control and management*. Joint Working Groups and MC meeting of COST Action 849, The University of Reading, Reading, p. 42.

- WESTBURY D. B., DAVIES A., WOODCOCK B. A. & DUNNETT N. P. (2006): Seeds of change: The value of using *Rhinanthus minor* in grassland restoration. *Journal of Vegetation Science* 17: 435 – 446.
- WESTBURY D. B. & DUNNETT N. P. (2007): The impact of *Rhinanthus minor* in newly established meadows on a productive site. *Applied Vegetation Science* 10: 121 – 129.
- WESTBURY D. B. & DUNNETT N. P. (2008): The promotion of grassland forb abundance: A chemical or biological solution? *Basic and Applied Ecology* 9: 653 – 662.
- YOUNG N. D., STEINER K. E. & DEPAMPHILIS C. W. (1999): The evolution of parasitism in Scrophulariaceae / Orobanchaceae: Plastid gene sequences refute an evolutionary transition series. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 876 – 893.
- ZECHMEISTER H. G., SCHMITZBERGER I., STEURER B., PETERSEIL J. & WRBKA T. (2003): The influence of land-use practices and economics on plant species richness in meadows. *Biological Conservation* 114: 165 – 177.