

Biologická fakulta Jihočeské univerzity,
České Budějovice.



MAGISTERSKÁ PRÁCE

Odolnost sukcesních stádií třeboňských pískoven k invazím neofytů

Petr Kočár
1997

vedoucí práce: RNDr. Karel Prach CSc.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně,
jen s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, 2. 1. 1997

Kočár
.....

Obsah

Předmluva	
1. Úvod	1
1.1. Cíle a záměry práce.....	2
1.2. Popis lokalit.....	2
1.3. Klimatické poměry sledovaných lokalit v letech 1995, 1996.....	3
2. Metodika	4
2.1. Botanická nomenklatura a poznámky k terminologii.....	4
2.2. Vegetačně popisná část.....	4
2.3. Experimentální část.....	4
2.3.1. Výběr testovaných druhů.....	4
2.3.2. Stanovení laboratorní klíčivosti.....	5
2.3.3. Terénní experiment.....	5
2.3.4. Popis vegetace jednotlivých sukcesních stádií.....	5
2.3.5. Sběr dat.....	6
2.4. Statistické zpracování dat.....	6
2.4.1. Ordinační metody.....	6
2.4.2. Regresní analýza.....	6
3. Výsledky	8
3.1. Vegetačně popisná část.....	8
3.1.1. Sukcese vegetace na pískovnách.....	8
3.1.2. Invazní druhy účastnící se sukcese vegetace.....	9
3.2. Experimentální část.....	11
3.2.1. Klíčení v laboratorních podmínkách.....	11
3.2.2. Terénní experiment.....	11
3.2.2.1. Závěrečné počty semenáčků.....	11
3.2.2.2. Přežívání semenáčků do konce vegetační sezóny.....	12
3.2.2.3. Přežívání přes zimu.....	13
4. Diskuse	14
4.1. Vegetačně popisná část.....	14
4.1.1. Některé charakteristické rysy sukcese vegetace na pískovnách.....	14
4.1.2. Invazní druhy v procesu sukcese vegetace.....	15
4.2. Experimentální část.....	16
4.2.1. Odolnost sukcesních stádií k invazím.....	16
4.2.1.1. Uchycení a přežití semenáčků přes vegetační sezónu.....	17
4.2.1.2. Přežívání semenáčků do konce první vegetační sezóny - srovnání let 1995/1996.....	18
4.2.1.3. Přežívání do konce prvního a druhého roku života.....	18
4.2.1.4. Přežívání přes zimu.....	19
5. Závěr	20
6. Poděkování	20
7. Literatura	21
8. Popis grafických příloh	25

Předmluva

Tradiční vztah botanické veřejnosti k invazním druhům lze bez nadsázky nazvat negativním. Samotný pojem **invazní druh** nese známky tohoto přístupu: **INVAZE** je např. v akademickém slovníku cizích slov definována jako: „*překvapivý, násilný, hromadný vpád (zpravidla vojenský na cizí území), vniknutí; přen. rychlé rozšíření něčeho; biol. vniknutí velkého počtu bakterií do organismu; proniknutí parazita do těla hostitele*; 2. ekol. (u ptáků, hlodavců, ap.) náhlé (trvalé nebo dočasné) osídlení nového území větším počtem jedinců urč. druhu“ (Petráčková et al. 1995).

Domnívám se, že tato skutečnost se odráží i na struktuře do současnosti provedeného výzkumu invazních druhů. Ta má totiž řadu podobných rysů s výzkumem některých hmyzích škůdců např. termitů (všekazů). Proto se u této skupiny hmyzu na chvíli zastavím. Jako srovnávací skupinu k všekazům použiji mravence.

Ve vztahu k člověku stojí tyto dvě skupiny hmyzu na opačných pólech popularity, mravenci jsou jak známo především oblíbení a všekazi (jak může potvrdit každý návštěvník tropů, kterému sežrali střechu nad hlavou) naopak neoblíbení. Díky tomu je suma vědomostí o těchto dvou skupinách na diametrálně odlišné úrovni. Většina prací o všekazech je totiž zaměřena na hubení (kontrolu) tohoto hmyzu a na základní výzkum chování, fyziologie apod. se už nedostává času ani prostředků.

U mravenců je situace přesně opačná. Literatura každý rok poskytuje nesrovnatelně větší množství zásadních informací o tomto hmyzu. Kdo by přece neměl rád lesní mravenečky a nechtěl o nich něco napsat! (viz např. Sekora 1987)

Tato situace je kuriózní především proto, že počet publikovaných prací o obou těchto skupinách za rok je přibližně stejný. (Frynta ústní sdělení)

Myslím, že invazní druh je všekazem v botanickém světě. Většina prací o zavlečených druzích rostlin je zaměřena na kontrolu a hubení těchto druhů (Pyšek 1995b). Pouze menší část prací se zabývá základním výzkumem. Neznalost invazních druhů je podle mého názoru zarážející. Například historické rekonstrukce šíření invazních druhů pro naše území jsou zpracovány pro 5 druhů (viz např. Pyšek 1991, Pyšek & Prach 1995, Slavík 1995) nemluvě o základních pracích ekologických potažmo fyziologických.

Naštěstí ekologické invaze jsou tak zajímavé téma ke studiu, že přes všechny nastíněné „ideologické“ problémy lze s radostí pozorovat vzestup zájmu o tuto problematiku, takže invazní druhy se možná dočkají určité satisfakce (Pyšek 1995b).

Je ovšem nutno vyvarovat se podobným paradoxním situacím, které podle mého názoru jsou kolem hodnocení archeofytů. Tyto druhy jsou hodnoceny jako jednoznačně zavlečené člověkem a zároveň jsou považované za domácí v naší flóře (viz např. Pyšek 1995a).

Zavlékání a šíření rostlinných druhů člověkem je podle mého názoru nutno chápat jako zákonitý a kontinuální proces. Počínající, jak je dnes poměrně bezpečně archeologicky dokázáno, již v mezolitu šířením druhů jako je *Corylus avellana* a *Trapa natans* (Zvelebil 1994) a končící právě před hodinou zavlečením nového druhu na Ruzyňské letiště.

Samozřejmě je možné a užitečné tento proces rozfázovat a vytvořit několik skupin druhů podle toho, kdy byly člověkem zavlečeny (viz např. Holub & Jirásek 1967).

Archeofyty a neofyty přesto chápu jako dvě skupiny plynule v sebe přecházející.

Proč některé druhy šířené člověkem vnímat (a tím pádem i zkoumat) bez předsudků a jiné ne ?

1. Úvod

Na Třeboňsku vzniklo, především v souvislosti s novověkým rozvojem stavitelství zděných budov, velké množství pískoven. V současné době je jich v celé CHKO Třeboňsko známo asi 400 (Hlásek 1995).

Malá těžba písků, která probíhala v blízkosti téměř každé obce, téměř vždy zvyšovala druhovou pestrost fauny a flóry (pokud nebyly pískovny posléze zaváženy odpady), navíc měla kladný vliv pro zvýšení členitosti třeboňské krajiny. Pískovny byly a stále ještě jsou často posledním útočištěm druhů rostlin, pro které v dnešní krajině není místa (např. *Illecebrum verticillatum*, *Juncus capitatus*, *Lycopodium inundatum*, *Pedicularis palustris*, *Utricularia vulgaris*). (Zimmllová 1996, Hlásek 1995)

Zatímco v minulosti těžba probíhala především pro místní potřebu, v posledních asi dvaceti letech je zde realizována těžba ve velkém a většina surovin je z této oblasti vyvážena. Přesto, že se zde nachází asi 6% těžebních zásob v Čechách, bylo zde na konci 80tých let realizováno téměř 12% těžby. Těžba dosahovala v „nejlepších“ letech komunistické éry asi 3 milióny m³ ročně. (Hlásek 1995)

Po skončení těžby ve velkoplošných pískovnách byly zdevastované plochy většinou nákladně rekultivovány výsadbou borové monokultury. Vzniklým vodním plochám byly ponechány strmé břehy. Takto vzniklé vodní plochy jsou naprosto nevhodné pro uchycení břehové vegetace, takže ani po několika desetiletích nedojde k jejich začlenění do krajiny.

Takováto těžba vedla v mnoha případech k znehodnocení přírodovědecky cenných lokalit a k nenávratnému devastaci *genia loci* třeboňské krajiny.

Názory na začlenění devastované plochy do krajiny se v posledních letech mění. Jako neoptimálnější řešení z přírodovědeckého a krajinářského hlediska se ukazuje ponechání alespoň částí vytěžených ploch po skončení těžby svému osudu a spontánní sukcesi vegetace. Je nutno provést jen malé úpravy terénu do přirozenějších tvarů, optimální je vytvoření pestré mozaiky geomorfologických tvarů, jako jsou vysoké stěny s různými sklony, vodorovné plochy různě vysoko nad podzemní vodou, svahová prameniště a různě hluboké vodní nádrže s pozvolnými a členitými břehy.

K nejzajímavějším a poměrně opomíjeným momentům sukcese vegetace na pískovnách patří účast cizích rostlinných druhů na tomto procesu. Proto jsem se ve své práci pokusil při výzkumu spojit tyto dva velice zajímavé dynamické procesy vývoje vegetace - sukcese vegetace a invazi neofytů.

V průběhu invaze cizích biologických druhů je nejkritičtější fází jejich uchycení na nové lokalitě (di Castri 1990). Je obecně přijímaným názorem, že mladší sukcesní stádia jsou k invazím zavlečených rostlinných druhů nejméně odolná (viz např. Rejmánek 1989, Hobbs & Huenneke 1992). Tento předpoklad do jisté míry narušují nálezy neofytů v pozdějších sukcesních stádiích rostlinných společenstev (např. Kočár 1994). Většinou však nelze s přesností určit, ve kterém sukcesním stádiu nalezený invazní druh do rostlinného společenstva invadoval.

Je zřejmé, že vlastnosti invadovaných lokalit a funkční vlastnosti invadujících druhů určují společně úspěšnost invaze daného druhu na daném stanovišti (Roy 1990, Noble 1989). Proto je již řadu let patrná snaha najít obecné vlastnosti invadovaných společenstev (di Castri 1990, Lepart & Debussche 1991, Lodge 1993, Hobbes & Huenneke 1992). Tato snaha stejně jako snaha po nalezení obecných vlastností invazního druhu (Abbott 1992, Baker 1965, Noble 1989, di Castri 1990, Roy 1990, Lodge 1993, Rejmánek 1995) nebyla doposud korunována úspěchem, nicméně některé vlastnosti rostlinami invadovaných stanovišť se podařilo na obecné rovině nalézt. Jsou to např. již diskutovaná **příslušnost k ranným sukcesním stádiím, nízká diverzita a pokryvnost původních druhů rostlin, absence významnější konkurence ze strany domácích druhů, absence přirozených patogenů a predátorů invadujícího druhu, intenzivní ovlivnění člověkem, výskyt disturbancí a klimatická podobnost původního areálu rozšíření** (podle Sykora 1990, Lodge 1993, Richardson 1994 upraveno). Jak je na první pohled patrné, většinu těchto vlastností splňují i třeboňské pískovny.

Výzkum byl konán v rámci grantu GA ČR č. 0302/0395 týkajícího se sukcese a č. 0302/0393 týkajícího se invazí. Předběžné výsledky budou publikovány v práci: Bastl et al. 1996 (v tisku).

1.1. Cíle a záměry práce

Cílem mé práce je, pomocí dvou metodologických přístupů a to experimentálního a vegetačně popisného, odpovědět na následující otázky:

1. Které invazní druhy se podílejí na sukcesi vegetace v třeboňských pískovnách a jak intenzivně se uplatňují?
2. Jsou iniciální stádia sukcese vegetace na pískovnách méně odolná k invazím než stádia starší?

Pomocí vegetačně popisného přístupu jsem se pokusil zodpovědět první otázku. Experimentální přístup posloužil k zodpovězení druhé otázky.

Z osmi invazních druhů použitých pro pokus se v nejbližším okolí pokusných ploch vyskytovaly dva: *Bidens frondosa* a *Lupinus polyphyllus*.

Pokus je prováděn s vědomím správy CHKO Třeboňsko a je přísně kontrolován, aby nedošlo k případnému šíření vyšetřovaných invazních druhů (a to ani druhů již na lokalitě přítomných) do volné krajiny Třeboňska.

1.2. Popis lokalit

Snímkový materiál byl pořizován na pískovnách **Domanín**, **Halámky**, **Chlum**, **Tušť** a **Vlkov**. Všechny sledované pískovny se nacházejí v CHKO Třeboňsko. Pískovna **Halámky** byla vybrána k provedení terénního experimentu.

Pískovna **Domanín** se nachází 1 km západně od obce Domanín v nadmořské výšce 470 m.n.m. Celková plocha pískovny nepřesahuje 5700 m², jde tedy o nejmenší sledovanou pískovnu. Těžba písků byla zahájena v roce 1972 a probíhá v menším rozsahu doposud.

Pískovna **Halámky** se nachází v jižní části CHKO Třeboňsko, asi 2 km severovýchodně od obce Nová ves nad Lužnicí. Sledovaná lokalita je asi 20 let těžená velkoplošná pískovna. V současné době stále ještě probíhá těžba písků. Většina vytěžených ploch je již lesnický rekultivována na borovou monokulturu. Jen malé části budou ponechány přirozené sukcesi vegetace (především břehové partie vzniklého jezera). Pro provedení pokusu byla vybrána různě stará nerekulativovaná sukcesní stádia v jižní a centrální části pískovny. Nadmořská výška lokality se pohybuje v rozmezí 460 až 470 m.n.m.

Pískovna **Chlum** se táhne od obce Chlum u Třeboně k obci Suchdol nad Lužnicí v centrální části CHKO Třeboňsko. Pískovna leží v nadmořské výšce cca 440 m.n.m. Těžba zde stále probíhá. Břehové partie v blízkosti obce Suchdol nad Lužnicí budou ponechány spontánnímu vývoji, zbytek pískovny bude rekultivován na lesní porosty.

Pískovna **Tušť** se nachází 3 km severovýchodně od stejnojmenné obce v nadmořské výšce cca 460 m.n.m. Na pískovně byla v letošním roce (1996) ukončena těžba a pískovna bude rekultivována „standartním“ způsobem na borovou monokulturu. Pouze malá část pískovny, podmáčený úsek na západním okraji pískovny, který se nehodí k lesnické rekultivaci, bude ponechána přirozené sukcesi vegetace.

Pískovna **Vlkov** se nachází v severní části Třeboňské pánve asi 1,5 km severozápadně od stejnojmenné obce. Skládá se ze dvou částí rozprostírajících se po obou březích řeky Lužnice.

Nadmořská výška lokality se pohybuje okolo 420 m.n.m. Těžba písků byla již ukončena. Stáří nejstaršího nalezeného sukcesního stádia činilo cca 15 let.

Geologický podklad všech pískoven je tvořen svrchnokřídovými sedimenty klikovského souvrství tvořeného především písiky, pískovci a jílovci. Z hlediska hydrologického je klikovské souvrství charakterizováno průlomovo - puklinovou propustností a převážně napjatou hladinou podzemní vody. (Chábera 1985)

1.3. Klimatické poměry sledovaných lokalit v letech 1995,1996

Všechny sledované pískovny leží v oblasti charakterizované jako mírně teplá a mírně vlhká s průměrnou roční teplotou kolem +7°C a průměrným ročním úhrnem srážek 600 - 650 mm, z toho ve vegetační sezóně 400 až 450 mm (Anonymus 1958).

Průběh srážek a průměrných denních teplot v meteorologické stanici Nové Hrady - Byňov pro vegetační sezóny 1995 a1996 ukazuje **obr. 1**.

Z obrázku je patrné, že vegetační sezóny se od sebe značně liší. Hlavní rozdíl není v celkovém úhrnu srážek (celkový úhrn srážek byl v obou sezónách přibližně stejný), ale v jejich rozložení ve vegetační sezóně. Zatímco ve vegetační sezóně 1995 byly měsíce červenec a srpen suché a teplé, je téměř celá vegetační sezóna 1996 ve znamení vyrovnaných srážek a nižších teplot.

Studované pískovny jsou do značné míry srovnatelné klimaticky, morfologií terénu i geologickým podkladem.

2. Metodika

2.1. Botanická nomenklatura a poznámky k terminologii

Botanická nomenklatura byla použita podle: Dostála (1950), doplněna podle díla Rothmaler 1994 (pro druhy v Dostálově květeně neuváděné).

V práci jsou užívány dva klíčové termíny - **neofyt** a **invazní druh**.

Definice těchto pojmů:

Neofyt je rostlinný druh zavlečený do příslušné geografické oblasti po roce 1492 (definice viz Holub & Jirásek 1967).

Invazní druh je druh cizího původu (zavlečený po roce 1492), který v daném území výrazně zvyšuje svou abundanci na stávajících lokalitách nebo proniká na nové lokality (viz např. Prach & Wade 1992, Binggeli 1994).

V práci nebyl používán termín **druh cizího původu** (alien species) - (viz např. Pyšek 1995a), protože, podle mého názoru, je tento pojem neúplný a nezahrnuje celou skupinu zavlečených druhů jednoznačně cizího původu a to archeofyty (definice viz Holub & Jirásek 1967).

2.2. Vegetačně popisná část

Na sledovaných pískovných bylo vyhotoveno 223 fytocenologických snímků. Všechny fytocenologické snímky byly pořízeny v červenci 1995 v rozmezí přibližně dvaceti dnů. Pokryvnosti jednotlivých druhů byly odhadovány přímo v procentech.

U každého fytocenologického snímku byly sledovány tři charakteristiky prostředí:

- výška hladiny vody
- sukcesní stáří
- ruderalní ovlivnění dané plochy .

Výška hladiny podzemní vody byla odhadována na základě srovnání s hladinou vody v pískovně. Výška hladiny povrchové vody u snímků na nejvlhčích stanovištích byla změřena přímo.

Sukcesní stáří bylo odečteno přímo z těžebních map (pískovna Halámky) nebo, u ostatních pískoven, odhadnuto pomocí analýzy letokruhů nejstarší dřeviny přítomné na lokalitě. Jelikož uchycení dřevin na sledovaných plochách probíhalo v naprosté většině případů již v iniciálních stádiích sukcese (prvním nebo druhým rokem), nebyla takto získaná data o sukcesním stáří zatížena větší chybou než 1 rok.

V okolí sledovaných snímků (cca 200m) bylo sledováno antropické ovlivnění průběhu sukcese navážením různého anorganického, směsného (půdního) či organického materiálu jako možného zdroje diaspor, živin apod. (dále jen ruderalizací ovlivněný soubor snímků).

2.3. Experimentální část

2.3.1. Výběr testovaných druhů

Testované druhy byly vybrány tak, aby reprezentovaly různé životní formy v České republice běžně rozšířených invazních druhů (Pyšek et al. 1995). Dalším kritériem byla dostupnost rozumně klíčivých semen a jejich přijatelná velikost a pokud možno nelétavost, aby nevznikaly metodické potíže při zakládání pokusu a bylo možno zachovat standartní podmínky v jednotlivých stádiích. Pro experimentální část byly vybrány druhy: *Acer negundo*, *Ailanthus glandulosa*, *Bidens frondosa*,

Heracleum speciosum, *Lupinus polyphyllus*, *Physocarpus opulifolia*, *Pinus strobus* a *Robinia pseudoacacia*.

2.3.2. Stanovení laboratorní klíčivosti

Klíčivost vybraných osmi invazních druhů byla testována v klimaboxu. Orientační pokus byl založen na počátku března 1995. Denní režim klimaboxu byl 12h světlo při teplotě 20°C a 12h tma při teplotě 15°C. Od každého druhu bylo vyseto 100 semen do tenké vrstvy sterilního písku v Petriho misce. Během pokusu byla dostatečná vlhkost udržována doléváním destilovanou vodou. Pokus byl ukončen po šesti týdnech.

2.3.3. Terénní experiment

Experiment byl prováděn ve třech sukcesních stádiích starých 0, 8 a 20 let. Stáří jednotlivých sukcesních stádií bylo určeno podle data skončení těžby a u dvou starších stádií ověřeno pomocí analýzy letokruhů nejstarší dřeviny nalézající se na lokalitě.

Sukcesní stádia, ve kterých byl prováděn experiment, lze zařadit do suché ruderalizací neovlivněné sukcesní řady (Kočár 1994). Důvodem výběru suché řady jsou časté jarní záplavy na iniciálních stanovištích mokré sukcesní řady, a tudíž nemožnost zachování srovnatelných standardních podmínek pro provedení pokusu.

Hladina podzemní vody byla měřena jednorázově 30. července 1995. Její rozsah se pohyboval mezi -100 až -120 cm. **Jednotlivé plochy jsou tedy po stránce vlhkostní velice dobře srovnatelné.**

V každém ze sukcesních stádií byly vytýčeny čtyři plochy o rozměrech 5m x 5m a v jejich rámci vždy 9 plošek o rozměrech 1m x 1m. Na každou z osmi plošek z devíti v každé velké ploše byl vyset vždy jeden sledovaný druh a zbylá devátá ploška byla ponechána jako kontrolní. Konkrétní rozmístění sledovaných druhů v jednotlivých plochách bylo určeno generováním náhodných čísel.

Vegetační kryt a půdní substrát byl ponechán v nezměněné podobě.

Všechny sledované druhy byly **vysety jednorázově 10. dubna 1995**. Semena byla vyseta rovnoměrně na povrch pokusných ploch. Kvůli dokonalému přilnutí semen k povrchu byla semena jednorázově zalita 10l vody na 1m². Počet vysévaných semen pro jednotlivé druhy se lišil v závislosti na laboratorně stanovené klíčivosti semen. Počty vysetých semen na 1m² je uveden v **tab. 1**.

2.3.4. Popis vegetace jednotlivých sukcesních stádií

Na jednotlivých pokusných plochách byla **15. srpna 1995** charakterizována přítomná vegetace pomocí fytoecnologických snímků za použití sedmičlenné Braun-Blanquetovy stupnice.

Vegetace jednotlivých pro experiment vybraných sukcesních stádií:

1. Nejmladší sukcesní stádium (0 let):

Holý písčité substrát bez vegetace.

2. Prostřední sukcesní stádium (8 let):

Fytoecnologické snímky vegetace pořízené v jednotlivých zkusných plochách prostředního stádia jsou v **tab. 3**. Vegetaci lze charakterisovat jako polozapojený řídký borobřezový porost s chudým podrostem bylinné vegetace. Typické je dvojrstevné uspořádání vegetace - keřové + bylinné patro. Výška dřevinné vegetace nepřesahovala 2 m a její pokryvnost nepřesahovala 35%. Pokryvnost bylinného patra nepřesahovala 15%. Pokryvnost opadu se pohybovala okolo 20%.

3. Nejstarší sukcesní stádium (20 let):

Fytcenologické snímky vegetace pořízené v jednotlivých zkusných plochách nejstaršího stádia jsou v **tab. 3**. Vegetaci lze charakterisovat jako téměř zapojený borobřezový porost s chudým podrostem bylinné vegetace. Typické je dvojrstevné uspořádání vegetace - stromové + řídké bylinné patro. Výška stromového patra byla cca 12 m. Pokryvnost stromového patra nepřesahovala 70%. Keřové patro není prakticky vyvinuto. Pokryvnost bylinného patra nepřesahovala 5%. Pokryvnost opadu byla i zde velice nízká cca 45%.

2.3.5. Sběr dat

Ve vegetačních sezónách let 1995 a 1996 bylo v přibližně čtrnáctidenních intervalech prováděno sčítání semenáčků jednotlivých invazních druhů v pokusných ploškách. Ve vegetační sezóně 1996 byly přežívající loňské semenáčky označeny a při sčítání byly rozlišovány semenáčky loňské a vyklíčené v letošním roce.

Semenáčky invazních druhů byly na lokalitě ponechány, jelikož je plánováno pokračování pokusu i v dalších letech.

2.4. Statistické zpracování dat

Vyhodnocení dat bylo provedeno pomocí metod mnohorozměrné analýzy dat a metod regresní analýzy.

Pro zpracování dat byly použity programy S-plus ver. 3.3 (Anonymous 1995 a, b) a Canoco ver. 3.10 (ter Braak 1990).

Grafické výstupy výsledků programu Canoco byly vytvořeny v programu Canodraw ver. 3.0 (Šmilauer 1992) a Canopost.

2.4.1. Ordinační metody

K analýze fytcenologických snímků bylo použito dvou ordinačních metod a to nepřímé gradientové analýzy **DCA** (Detrended Correspondence Analysis) a přímé gradientové analýzy **CCA** (Canonical Correspondence Analysis). Obě tyto metody předpokládají unimodální odpověď druhu na gradienty prostředí (Jongman et. al. 1987).

V CCA bylo jako proměnných použito sukcesní stáří dané plochy, výška hladiny vody a proměnná ruderal - přítomnost či nepřítomnost navážky organického n. anorganického materiálu.

Pro obě ordinační metody byl použit buďto úplný soubor dat nebo soubor bez ruderalizací ovlivněných snímků. V grafických výstupech obou ordinačních metod jsou zobrazeny všechny nalezené invazní druhy a z ostatních druhů ty, jejichž chování je nejlépe popsáno prvými dvěmi ordinačními osami (přibližně 1/2 druhů).

U přímé gradientové analýzy CCA byl k testování statistické významnosti vztahu mezi druhovými daty a vysvětlujícími proměnnými prostředí použit **Monte - Carlo permutační test** (ter Braak 1990).

2.4.2. Regresní analýza

K modelování závislosti počtů semenáčků jednotlivých invazních druhů na proměnné sukcesní stáří bylo použito zobecněných lineárních modelů **GLM** (Generalized Linear Models) s příslušnou (pro daný

typ distribuce stochastické složky modelu) kanonickou link funkcí (McCullagh & Nelder 1989), implementovaných v programu S - plus.

Distribuce hodnot počtu semenáčků byla považována za Poissonovu. Distribuce hodnot přežívání semenáčků byla považována za binomickou. (např. Zar 1984, Sokal & Rohlf 1995)

Invazivnost jednotlivých sukcesních stádií byla srovnávána pomocí tří charakteristik:

- počtů semenáčků na konci vegetační sezóny
- přežívání semenáčků do konce vegetační sezóny
- přežívání semenáčků přes zimní období (pouze pro semenáčky vyklíčené ve vegetační sezóně 1995).

Přežívání semenáčků bylo vyjádřeno pomocí proměnné vzniklé jako podíl počtu semenáčků daného invazního druhu v určité plošce při posledních sčítáních (září 1995 a 1996) a jejich maximálního počtu v téže plošce v průběhu vegetační sezóny (pro porovnání přežívání semenáčků ve vegetační sezóně), nebo jako podíl počtu semenáčků daného druhu v určité plošce při prvním sčítání na jaře roku 1996 a počtu semenáčků v téže plošce při posledním sčítání na podzim roku 1995 (pro porovnání přežívání semenáčků přes zimní období).

Zobecněných lineárních modelů bylo použito i ve vegetačně popisné části, kde byl pro všechny invazní druhy přítomné ve snímkovém materiálu vytvořen model (GLM) závislosti pokryvnosti invazních druhů na sukcesním stádií a výšce hladiny vody.

Hypotézy v GLM byly testovány s pomocí analýzy deviance (McCullagh & Nelder 1989).

3. Výsledky

3.1. Vegetačně popisná část

3.1.1. Sukcese vegetace na pískovnách

Výsledky nepřímé gradientové analýzy **DCA** pro úplný soubor dat ukazuje **obr. 3**. Odhadovaný gradient snižující se hladiny vody probíhá v grafu přibližně ve směru 1. ordinační osy (horizontální). Směr 2. ordinační osy (vertikální) přibližně odpovídá zvyšujícímu se sukcesnímu stáří.

Výsledky **DCA** pro soubor dat bez ruderalizací ovlivněných snímků ukazuje **obr. 5**. Odhadovaný gradient zvyšující se hladiny vody probíhá v grafu přibližně ve směru 1. ordinační osy (horizontální). Směr 2. ordinační osy (vertikální) přibližně odpovídá snižujícímu se sukcesnímu stáří.

Výsledky přímé gradientové analýzy **CCA** pro úplný soubor dat ukazuje **obr. 4**. Výsledky **DCA** pro soubor dat bez ruderalizací ovlivněných snímků ukazuje **obr. 6**.

Souhrn použitých ordinačních analýz a jejich výsledky udává **tab. 2**. Z výsledků provedených Monte-Carlo permutačních testů vyplývá průkazný vliv sledovaných proměnných prostředí ve všech provedených gradientových analýzách.

V závislosti na hloubce hladiny podzemní vody můžeme rozlišit dvě sukcesní řady (vlhkou a suchou). Hranice mezi vlhkou a suchou sukcesní řadou byla rámcově stanovena přibližně na -1m hladiny podzemní vody (Kočár 1994).

Iniciální stádia **vlhké sukcesní řady** charakterisují druhy jako *Epilobium ciliatum*, *Glyceria fluitans*, *Juncus bufonius*, *J. tenuis*, *J. articulatus*, *Phragmites communis*, *Typha latifolia*. Již v počátečních fázích sukcese dochází k uchycování dřevin jako *Salix cinerea* a *S. fragilis*. Posledním dominantním druhem, který se uplatní v sukcesi vegetace na vlhké řadě, je *Alnus glutinosa*, která postupně zcela převládne. Konečným sukcesním stádiem je pak zřejmě zapojený olšový les s chudým podrostem tvořeným sporadickou bylinnou vegetací (např. *Calamagrostis epigeios*, *Carex brizoides*, *Lysimachia vulgaris*) (viz **obr. 4**). Pouze litorální porosty vzniklých vodních nádrží se vyvíjejí ve starších sukcesních stádiích odlišným způsobem. Ve starších stádiích dojde k vytvoření společenstev s převahou víceletých vysokostébelných bylinných druhů (např. *Alisma plantago-aquatica*, *Carex rostrata*, *Eleocharis palustris*, *Juncus effusus*, *Phragmites communis*) (viz **obr. 5**).

Sukcese na suchých stanovištích (**suchá řada**) je z počátku velice nevýrazná a pokryvnosti druhů v prvních letech sukcese jsou velice malé. V počátečních stádiích sukcese jsou dominantními především jednoleté efemerní druhy např. *Erigeron canadensis*, *Filago minima*, *Senecio viscosus*. Postupně jsou tyto druhy nahrazeny víceletými druhy např. *Agrostis vulgaris*, *Carex leporina*, *Deschampsia flexuosa*, *Rumex acetosella* apod. Dřevinná vegetace se začíná uplatňovat velice záhy a to většinou již v prvním roce sukcese. Dominantní složkou dřevin jsou druhy s velkou produkcí snadno šířitelných diaspor např. *Betula pendula*, *Pinus silvestris* a *Populus tremula*. V konečné fázi sukcesních změn dojde k nástupu *Quercus robur* a acidofilních druhů lesního podrostu. Konečným sukcesním stádiem je tedy zřejmě kyselá doubrava s chudým podrostem tvořeným druhy jako *Rubus idaeus*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Deschampsia flexuosa* apod. (viz **obr. 3. až 6.**).

Diametrálně odlišná situace, především u iniciálních stádií suché řady, nastane v případě, že dojde k ovlivnění průběhu sukcese ruderalizací - transportem materiálu obsahujícím diasporu ruderalních druhů popřípadě živiny na tato stanoviště. V takovém případě převládnu ruderalní druhy jako *Agropyrum repens*, *Artemisia vulgaris*, *Lotus corniculatus*, *Plantago major*, *Trifolium hybridum* apod. Suchou sukcesní řadu je tedy z hlediska ovlivnění člověkem možno rozdělit na dvě dílčí řady **suchou** a **suchou ruderalní**. Poměrně dobře rozlišitelná jsou především iniciální stádia ruderalní řady viz **obr. 3.** a **obr. 4.** Starší sukcesní stádia ruderalní řady jsou do značné míry nejasná, neboť není zcela

patrně, zda i zde dojde k převládnutí druhů starších stádií suché ruderalní řady (např. *Betula pendula*, *Deschampsia flexuosa*, *Pinus silvestris*, *Quercus robur* a *Vaccinium myrtillus*), jak by naznačovaly výsledky ordinačních metod na obr. 3. a 4. Anebo jsou tyto výsledky způsobeny nepřítomností starších sukcesních stádií ruderalní řady ve snímkovém materiálu (viz obr. 3.). Jednoznačné odlišení starších sukcesních stádií ruderalní řady v terénu totiž činí obtíž.

3.1.2. Invazní druhy účastníci se sukcese vegetace

Na sledovaných pískovných bylo nalezeno 11 invazních druhů: *Bidens frondosa*, *Epilobium ciliatum*, *Erigeron canadensis*, *Galinsoga parviflora*, *Juncus tenuis*, *Lupinus polyphyllus*, *Matricaria discoidea*, *Oenothera biennis*, *Quercus rubra*, *Solidago canadensis* a *Trifolium hybridum*.

Obr. 7. a 8. ukazují výsledky zobecněných lineárních modelů (GLM) závislosti pokryvnosti druhů na sukcesním stáří a výšce hladiny vody.

Stručná charakteristika výskytu spontánně se vyskytujících neofytů na pískovných:

***Bidens frondosa*:**

Jde o široce rozšířený druh v rámci celých jižních Čech, šířící se do přirozených a polopřirozených společenstev. Těžiště výskytu druhu je na vlhkých narušovaných stanovištích. Tomu odpovídá výskyt na pískovných, kde se tento druh vyskytuje v iniciálních stádiích vlhké stanovištní řady cca do 10. roku sukcese.

***Epilobium ciliatum*:**

Druh v jižních Čechách rozšířený na všech vhodných typech stanovišť. Invaduje ve vegetaci lidských sídel i v polopřirozených společenstvech. V sukcesi pískoven jde o typický druh iniciálních stádií mokré řady. Maximálního zastoupení druh dosáhne kolem 6. roku sukcese vegetace.

***Erigeron canadensis*:**

Druh v jižních Čechách osidluje i stanoviště polopřirozeného a víceméně přirozeného rázu. Na pískovných jde o druh vázaný na suchá iniciální stanoviště. Maximální pokryvnosti v sukcesních stádiích dosáhne kolem 4. roku sukcese. *Erigeron canadensis* je v současné době v celé střední Evropě jeden z nejúspěšnějších invazních druhů. Masový výskyt byl např. pozorován v iniciálních stádiích sukcese vegetace na spáleništích na Záhorské nížině (Prach ústní zdělení).

***Galinsoga parviflora*:**

Těžiště výskytu druhu v rámci jižních Čech představují především ruderalní a segetální stanoviště. Na pískovných se vyskytuje v suché ruderalní stanovištní řadě v iniciálních stádiích sukcese (cca do 5. roku sukcese).

***Juncus tenuis*:**

Tento druh v současnosti již pronikl do polopřirozených společenstev na celém území jižních Čech. Na pískovných jde o druh vázaný na vlhká stanoviště počátečních stádií sukcese do cca 10. roku sukcese vegetace.

***Lupinus polyphyllus*:**

Druh je rozšířen poměrně souvisle v celých jižních Čechách, do budoucna zřejmě dojde k dalšímu nárůstu výskytu. Na pískovných invaduje starší sukcesní stadia (10. - 15. rok) suché stanovištní řady. Nelze ovšem vyloučit, že sledovaný stav je do určité míry zkreslen nízkým výskytem druhu na pískovných.

Matricaria discoidea:

Druh se v rámci celých jižních Čech šíří především do ruderalních, člověkem silně ovlivněných stanovišť. Na pískovnách jde o typický druh člověkem silně ovlivněných iniciálních stádií suché stanovištní řady (sešlapávaná místa).

Oenothera biennis:

Druh se v jižních Čechách šíří v okolí lidských sídel (ruderalní a segetální vegetace) do polopřirozených a přirozených stanovišť. Na pískovnách se druh váže na iniciální stadia suché sukcesní řady i dále ruderalně neovlivňované.

Quercus rubra:

V CHKO Třeboňsko je druh stále vysazován do borových porostů, kde je využíván jako meliorační dřevina a v okolí lidských sídel a silnic pro svou vysokou estetickou hodnotu. Lze předpokládat jeho další šíření v rámci celých jižních Čech. Jde o druh invadující pouze starší sukcesní stadia (po cca 10. roku sukcese vegetace) suché stanovištní řady.

Solidago canadensis:

V jižních Čechách druh osidluje jak člověkem silně ovlivněná stanoviště tak stanoviště polopřirozeného rázu. Na pískovnách druh invaduje iniciální ruderalní stadia suché řady. U tohoto druhu lze uvažovat o možnosti delšího přetrvávání v invadovaných společenstvech, než naznačuje GLM (obr. 7.). Výsledek lineárního modelu může být ovlivněn nepřítomností starších ruderalních stádií ve snímkovém materiálu.

Trifolium hybridum:

Druh je v CHKO Třeboňsko záměrně pěstován. V širokém okolí pískoven tento druh invaduje jak ruderalní tak polopřirozená stanoviště. Na pískovnách je druh vázán na iniciální stadia suché ruderalní sukcesní řady.

Z výsledků GLM a použitých ordinačních metod je patrné, že zjištěný soubor druhů tvoří jednu homogenní skupinu invadující obdobná stanoviště (se stejným sukcesním stářím a výškou hladiny vody). Naopak vytváří několik dobře odlišitelných skupin invazních druhů podle toho, jaká stanoviště invadují (srovnej obr. 3., 4., 8. a 9.):

1. Druhy invadující iniciální stadia suché řady: *Erigeron canadensis*, *Galinsoga parviflora*, *Matricaria discoidea*, *Oenothera biennis*, *Solidago canadensis* a *Trifolium hybridum*. Tato skupina druhů může být dále rozdělena na dvě podskupiny:
 - 1a. Druhy invadující pouze ruderalně ovlivněná iniciální stadia suché řady: *Galinsoga parviflora*, *Matricaria discoidea*, *Solidago canadensis* a *Trifolium hybridum*.
 - 1b. Druhy invadující jak ruderalně ovlivněná tak další činností člověka víceméně neovlivněná iniciální stadia suché řady: *Erigeron canadensis* a *Oenothera biennis*.
2. Druhy invadující iniciální stadia mokré řady: *Bidens frondosa*, *Epilobium ciliatum* a *Juncus tenuis*.
3. Druhy invadující do starších sukcesních stádií suché řady: *Lupinus polyphyllus* a *Quercus rubra*.

3.2. Experimentální část

3.2.1. Klíčení v laboratorních podmínkách

Výsledky pokusu s klíčením v laboratoři spolu s výsledky klíčení přímo v experimentálních plochách jsou ukázány v **tab. 1**.

Z **tab. 1** je patrné, že dosažená terénní klíčivost je v naprosté většině případů nižší než klíčivost laboratorní. Tento fakt je částečně způsoben tím, že část vysetých semen nevyklíčila prvním rokem, kdy je u většiny druhů nejvyšší klíčivost, ale přetrvávala do druhé vegetační sezóny. Navíc se u některých druhů vyskytla druhá podzimní vlna klíčení v době, kdy už část semenáčků odumřela. Skutečné hodnoty maximální terénní klíčivosti jsou tedy větší.

3.2.2. Terénní experiment

3.2.2.1 Závěrečné počty semenáčků

Semenáčky vyklíčené v roce 1995

Závěrečné počty semenáčků z konců obou vegetačních sezón a dosažené hladiny signifikance jsou zobrazeny v **obr. 9** a **10**. Z obrázků je patrné, že v první vegetační sezóně nevyklíčily semenáčky druhu *Bidens frondosa* a semenáčky druhu *Heracleum speciosum* nepřežily do konce vegetační sezóny (1995). Druh *Ailanthus glandulosa* nepřežil přes zimní období do druhé vegetační sezóny.

Konec sezóny 1995

U druhů *Acer negundo*, *Ailanthus glandulosa*, *Physocarpus opulifolia* a *Pinus strobus* byl prokázán signifikantní rozdíl mezi přežíváním v jednotlivých sukcesních stádiích v první vegetační sezóně. Druh *Lupinus polyphyllus* vyšel v první vegetační sezóně na hranici průkaznosti. Druh *Robinia pseudoacacia* vyšel neprůkazně.

Druhy *Ailanthus glandulosa* a *Pinus strobus* měly nejvyšší průměrný počet semenáčků v nejmladším stádiu. Ze zbylých druhů měly dva *Lupinus polyphyllus* (výsledek na hranici průkaznosti) a *Physocarpus opulifolia* nejvyšší počty ve stádiu starém 8 let a druh *Acer negundo* ve stádiu starém 20 let.

Konec sezóny 1996

Signifikantní rozdíl mezi přežíváním v jednotlivých sukcesních stádiích v druhé vegetační sezóně byl u druhů *Acer negundo* a *Physocarpus opulifolia*. Druhy *Lupinus polyphyllus*, *Pinus strobus* a *Robinia pseudoacacia* vyšly na hranici průkaznosti.

Pinus strobus (na hranici průkaznosti) měl nejvyšší průměrný počet semenáčků v nejmladším stádiu. Ze zbylých druhů měly dva *Lupinus polyphyllus* (výsledek na hranici průkaznosti) a *Physocarpus opulifolia* nejvyšší počty ve stádiu starém 8 let a druh *Acer negundo* a *Robinia pseudoacacia* (výsledek na hranici průkaznosti) ve stádiu 20 let starém.

Semenáčky vyklíčené v roce 1996

Závěrečné počty semenáčků a dosažená hladina významnosti na konci vegetační sezóny 1996 jsou zobrazeny v **obr. 13**. Semenáčky jediného druhu *Ailanthus glandulosa* nepřežily do konce vegetační sezóny. Ostatní druhy do konce vegetační sezóny 1996 přežily.

Konec sezóny 1996

U druhů *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Lupinus polyphyllus*, *Physocarpus opulifolia*, a *Pinus strobus* byl prokázán signifikantní rozdíl mezi přežíváním v jednotlivých sukcesních stádiích. Výsledky pro druhy *Robinia pseudoacacia* a *Heracleum speciosum* vyšly neprůkazně.

Druh *Pinus strobus* měl nejvyšší průměrný počet semenáčků v nejmladším stádiu. Ze zbylých druhů měly druhy *Acer negundo*, *Lupinus polyphyllus* a *Physocarpus opulifolia* nejvyšší počty ve stádiu starém 8 let (prostředním). Druh *Bidens frondosa* v nejmladším stádiu nepřežil a v posledních dvou stádiích (8 a 20 let) měl srovnatelné počty semenáčků.

3.2.2.2. Přežívání semenáčků do konce vegetační sezóny

Semenáčky vyklíčené v roce 1995

Výsledky zobecněných lineárních modelů pro přežívání semenáčků vyklíčených ve vegetační sezóně 1995 přes vegetační sezónu 1995 jsou znázorněny v obr. 11., pro vegetační sezónu 1996 jsou zobrazeny na obr. 12. Druh *Bidens frondosa* v první vegetační sezóně nevyklíčil. *Heracleum speciosum* nepřežil do konce první vegetační sezóny. Druh *Ailanthus glandulosa* nepřežil do druhé sezóny přes zimní období.

Konec sezóny 1995

Průkazný rozdíl mezi stádii byl v první vegetační sezóně u třech druhů *Lupinus polyphyllus*, *Physocarpus opulifolia* a *Pinus strobus*. Druh *Acer negundo* vyšel na hranici průkaznosti. Výsledky pro druhy *Robinia pseudoacacia* a *Ailanthus glandulosa* vyšly neprůkazně.

V první vegetační sezóně nejlépe přežíval v nejstarším stádiu druh *Acer negundo* (výsledky na hranici průkaznosti), ve stádiu starém 8 let druhy *Lupinus polyphyllus* a *Physocarpus opulifolia* a v nejmladším stádiu druh *Pinus strobus*.

Konec sezóny 1996

Semenáčky vyklíčené v roce 1995 přežily do druhého roku života následujícím způsobem.

Do konce druhé vegetační sezóny přežily druhy *Acer negundo*, *Lupinus polyphyllus*, *Physocarpus opulifolia*, *Pinus strobus* a *Robinia pseudoacacia*. Signifikantní rozdíl v přežívání mezi jednotlivými stádii byl u druhů *Acer negundo* a *Physocarpus opulifolia*. Druhy *Lupinus polyphyllus*, *Pinus strobus* a *Robinia pseudoacacia* byly na hranici průkaznosti.

V nejstarším stádiu přežíval nejlépe druh *Acer negundo*. Druhy *Lupinus polyphyllus* a *Robinia pseudoacacia* (oba druhy na hranici průkaznosti) přežily srovnatelně dobře v obou starších stádiích. Ve stádiu starém 8 let byl nejúspěšnější druh *Physocarpus opulifolia* a v nejmladším stádiu druh *Pinus strobus* (výsledek na hranici průkaznosti).

Semenáčky vyklíčené v roce 1996

Obr. 14. ukazuje přežívání semenáčků neofytů (vyklíčených ve vegetační sezóně 1996) přes vegetační sezónu 1996. Jediný druh *Ailanthus glandulosa* nepřežil do konce vegetační sezóny.

Konec sezóny 1996

Průkazný rozdíl v přežívání mezi jednotlivými sukcesními stádii ve druhé vegetační sezóně byl u druhů *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Lupinus polyphyllus*, *Physocarpus opulifolia* a *Pinus strobus*. Výsledky pro druhy *Heracleum speciosum* a *Robinia pseudoacacia* jsou neprůkazné.

V druhé vegetační sezóně přežívaly nejlépe ve stádiu starém 8 let druhy *Lupinus polyphyllus* a *Physocarpus opulifolia* a v nejmladším stádiu druh *Pinus strobus*. Druhy *Acer negundo* a *Bidens frondosa* přežívaly srovnatelně ve dvou starších stádiích a v nejmladším stádiu nepřežily do konce vegetační sezóny.

3.2.2.3. Přežívání přes zimu

Výsledky zobecněného lineárního modelu pro přežívání semenáčků přes zimní období ukazuje obr. 2. Druhy *Bidens frondosa* a *Heracleum speciosum* nepřežily do konce vegetační sezóny 1995, proto nebyly do modelu zařazeny.

U druhů *Acer negundo*, *Physocarpus opulifolia* a *Pinus strobus* byl prokázán průkazný rozdíl v přežívání semenáčků přes zimní období pro různě stará sukcesní stádia. Druhy *Lupinus polyphyllus* a *Robinia pseudoacacia* vyšly na hranici průkaznosti. Druh *Ailanthus glandulosa* nepřežil přes zimní období v žádné ze sledovaných ploch.

Přes zimu přežíval nejlépe v nejstarším stádiu druh *Acer negundo*, ve stádiu starém 8 let druh *Physocarpus opulifolia* a v nejmladším stádiu druh *Pinus strobus*. Přežívání druhů *Robinia pseudoacacia* a *Lupinus polyphyllus* (oba druhy na hranici průkaznosti) není jednoznačně interpretovatelné, ale dá se říct, že přežívaly lépe ve starších dvou sukcesních stádiích.

4. Diskuse

4.1. Vegetačně popisná část

4.1.1. Některé charakteristické rysy sukcese vegetace na pískovnách

Popisem sukcesních změn na třeboňských pískovnách se ve své práci částečně zabýval např. Krupauer et al. 1990. Další drobnější práce, zabývající se vegetací pískoven v CHKO Třeboňsko, obsahují pouze krátké zmínky o změnách vegetace v čase např. Zimmlová 1996. Předběžné výsledky výzkumu sukcese vegetace na třeboňských pískovnách jsem uvedl ve své bakalářské práci (Kočár 1994).

Sukcese vegetace na pískovnách je učebnicovou ukázkou primární sukcese vegetace (Glenn-Lewin et al. 1992).

Charakteristickým rysem sukcese vegetace na pískovnách jsou poměrně nepříhodné podmínky prostředí. Jedním z nejdůležitějších limitujících faktorů je nízký obsah živin v substrátu (Krupauer et al. 1990). Nízký obsah základních živin (především N a P) může mít velice závažné důsledky pro další vývoj vegetace, často dochází k ovlivnění konkurenčních vztahů rostlin na sukcesi se podílejících. Např. na živinami chudých stanovištích je pozorována vyšší účast dřevin na sukcesních změnách a jejich časný nástup (Prach 1994). Tato skutečnost může být do značné míry vysvětlena nižší konkurenční schopností bylin na těchto stanovištích.

Dalším faktorem ovlivňujícím podstatnou měrou sukcesní změny na chudých substrátech je větší potřeba účasti mykorhizních hub a dusík fixujících mikroorganismů než na stanovištích bohatších na živiny (Parkinson 1981, Sprent 1993, Walker & Chapin 1987). Nutnost současné přítomnosti diaspor rostliny, příznivých mikroklimatických podmínek pro klíčení a houbového inokula na stanovišti dále komplikuje a oddaluje sukcesní změny na chudých stanovištích (Walker & Chapin 1987).

Na žádné ze sledovaných pískoven se nepodařilo nalézt v suché řadě bylinami zablokovaná sukcesní stádia hojná např. při sukcesi na severočeských výsypkách (Prach 1987). I agresivní druhy, v jiných sukcesních řadách často expandující na velké plochy jako *Agropyrum repens*, *Agrostis vulgaris*, *Calamagrostis epigeios*, jsou na pískovnách pouze druhy doprovodnými. Důvodem je zřejmě souhra nepříznivých abiotických činitelů na těchto stanovištích (především nízký obsah živin a nedostatek vody). Tvorba bylinami blokováných sukcesních stádií byla totiž pozorována na vlhkostně a živinami příhodnějších stanovištích např. sekundární sukcese na opuštěných polích (Osbornová et al. 1990, Prach 1981) a sukcese na výsypkách po těžbě uhlí (Prach 1987).

Na stanovištích vlhké řady se bylinami blokováná stádia vyskytovala pouze v břehových partiích vzniklých vodních nádrží. Dominantními byly především běžné litorální druhy např. *Carex rostrata*, *Phragmites communis*, *Juncus effusus*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia* apod.

I poměrně uniformní pískovny mají celou řadu odlišných stanovišť. V důsledku příhodnějších mikroklimatických a především vlhkostních podmínek prostředí dochází ve stanovištních depresích k rychlejšímu vývoji vegetačního krytu než na vyvýšených místech. Tato skutečnost může být částečně způsobena také faktem, že terénní deprese mohou působit jako pastí na semena rostlin, dochází zde ke kumulaci semen přinášených větrem a splachem z výše položených ploch. Nelze tedy jednoznačně odlišit, který z uvedených faktorů má rozhodující úlohu.

4.1.2. Invazní druhy v procesu sukcese vegetace

Charakteristickým rysem sukcese vegetace na pískovnách je poměrně nízká účast neofytů na tomto procesu. Z 11 nalezených druhů neofytů se sukcese účastní v hojně míře (mají pravidelný výskyt a větší % pokryvnosti) pouze druhy: *Epilobium ciliatum*, *Erigeron canadensis* a *Juncus tenuis*. Dalšími druhy, které se na pískovnách vyskytují v současnosti pravidelně, ale ne hojně, jsou *Bidens frondosa* a *Quercus rubra*. Tato situace se do budoucna zřejmě změní. Za „perspektivní“ druhy, které se do budoucna budou na třeboňských pískovnách šířit, považují *Bidens frondosa*, *Lupinus polyphyllus* a *Quercus rubra*.

Z výsledků GLM je patrné, že se jednotlivé invazní druhy diametrálně odlišují jak dobou, kdy se účastní sukcese tak nároky na vlhkost stanoviště, proto by hledání obecných vlastností invazních druhů pískoven nevedlo s největší pravděpodobností k vyčtenému cíli. Obecné vlastnosti určitých skupin invazních druhů lze najít pouze v souvislosti se sukcesním stádiem, které invadují.

Charakteristika jednotlivých rozlišených skupin spontánně se vyskytujících invazních druhů:

1. Druhy iniciálních stádií suché ruderalní sukcesní řady.

V této skupině jsou vzájemně pozitivně korelovány výskyty druhů: *Erigeron canadensis*, *Galinsoga parviflora*, *Matricaria discoidea*, *Oenothera biennis*, *Solidago canadensis* a *Trifolium hybridum*.

Tato skupina druhů může být dále rozdělena na dvě podskupiny:

1a. Druhy vázané výhradně na ruderalizovaná stanoviště - *Galinsoga parviflora*, *Matricaria discoidea*, *Solidago canadensis* a *Trifolium hybridum*. Tyto druhy se účastní sukcese v pískovnách od prvního roku sukcese. Na ostatních stanovištích v rámci jižních Čech jsou tyto druhy méně vázány na ruderalizaci ovlivněná stanoviště, často invadují i do volné krajiny (Mihulka 1996). Na pískovnách invadují pouze za předpokladu, že je jejich výskyt podpořen ruderalizujícími zásahy ze strany člověka (navážení nejrůznějšího odpadního materiálu, navážení půdy při rekultivacích apod.). Jejich přítomnost či nepřítomnost na určité pískovně je zřejmě podmíněna dodatečným transportem diaspor. Absence těchto druhů v souboru snímků, z kterých byly vyloučeny snímky ovlivněné ruderalizací (viz **Kap. 2.2.**), je dobře patrná z výsledků obou ordinačních metod (**obr. 4. a 5.**).

Výskyt těchto druhů na pískovnách je pozorovatelný pouze krátkou dobu od počátku sukcese. Po několika prvních letech hojnějšího výskytu dochází zřejmě k postupnému ústupu těchto druhů z pískoven. Nelze však jednoznačně vyloučit, že tato skutečnost je způsobena nepřítomností starších ruderalně ovlivněných sukcesních stádií v současných třeboňských pískovnách.

1b. Druhy invadující jak ruderalizovaná tak dále člověkem víceméně neovlivňovaná stanoviště v rámci pískoven - *Erigeron canadensis* a *Oenothera biennis* (**obr. 5. a 6.**). Oba druhy přetrvávají na pískovnách po dobu prvních cca 10 let. Jejich výskyt je pravidelný a nemá charakter efemerního výskytu jako u předchozí skupiny druhů. Jde o druhy produkující velké množství větrem snadno šířených diaspor (Frank & Klotz 1990) a nesnášející silnější konkurenci domácích druhů.

2. Druhy iniciálních stádií vlhké sukcesní řady.

V této skupině jsou svým výskytem korelovány druhy: *Bidens frondosa*, *Epilobium ciliatum* a *Juncus tenuis*. Druhy invadují do pískoven v prvních letech sukcese. Jde o druhy plně přizpůsobené našim podmínkám, často invadující polopřirozená a přirozená stanoviště, bez výraznější vazby na ruderalizaci ovlivněná stanoviště (Pyšek et al. 1995), se značnou konkurenční schopností vůči domácím druhům. Tyto druhy již zřejmě obsadily většinu vhodných stanovišť v rámci celých jižních Čech. Druh *Juncus tenuis* je pozitivně korelován ve svém výskytu s jinými druhy rodu *Juncus* (např. *J. articulatus*, *J. effusus*) (např. **obr. 5.**).

3. Druhy pozdějších sukcesních stádií suché ruderálně neovlivněné řady.

Do této skupiny lze zařadit druh *Quercus rubra* a *Lupinus polyphyllus* (např. obr. 4. a 6.). Odlišné postavení těchto druhů vůči ostatním invazním druhům je dáno schopností invaze do starších sukcesních stádií. Od ostatních druhů invadujících na pískovny se liší především tvorbou větších diaspor. Tato skutečnost koresponduje s teorií, že druhy s většími semeny se při klíčení lépe vyrovnávají s nepříznivými abiotickými podmínkami prostředí (Burke & Grime 1996, Salonen et al. 1992). Počet druhů však nedovoluje zobecnění tohoto tvrzení.

Počátek invaze těchto druhů je posunut do pozdějších stádií sukcese pravděpodobně v důsledku extrémních podmínek v iniciálních stádiích suché řady.

Pro druh *Quercus rubra* se opět nabízí srovnání s domácím druhem *Q. robur*, jehož chování v ordinačním prostoru téměř kopíruje.

Sledovaný jev, kdy invazní druh má podobné vlastnosti (podobnou ekologickou niku) jako druh domácí, by podporoval poměrně často uvažovanou hypotézu o konkurenčním vytěsňování původního druhu příbuzným druhem invazním. Tato hypotéza byla vyslovena např. pro druhy *Pinus silvestris* vs. *P. strobus* a *Impatiens noli tangere* vs. *I. parviflora* (např. Hanzélyová 1996, Slavík 1995). Na pískovnách by tento jev mohl připadat v úvahu u druhů *Juncus articulatus* (popř. *J. effusus*) vs. *J. tenuis*, *Quercus robur* vs. *Q. rubra* a *Trifolium repens* vs. *T. hybridum*.

Z výsledků vegetačně popisné části je patrné, že nejvýhodnějším stádiem pro uchycení většiny invazních druhů je iniciální stádium s příznivými vlhkostními a živinovými podmínkami (vlhká stanovištní řada a ruderálně ovlivněná suchá řada). V nepříznivých podmínkách suché ruderálně neovlivněné řady je výskyt invazních druhů tak řídký, že není možné pomocí této metody určit nejvíce invadované stádium.

4.2. Experimentální část

Experiment byl prováděn na jediné pískovně. Samozřejmě by bylo výhodnější zvolit více lokalit. Jelikož však pískovny v rámci CHKO Třeboňsko jsou poměrně homogenní a navzájem velice dobře srovnatelné, byla nakonec zvolena alternativa s jedinou pokusnou pískovnou. Pískovna Halámky byla zvolena z důvodu výskytu velice dobře srovnatelných sukcesních stádií.

Ačkoli se v okolí pokusných ploch spontánně vyskytovali jedinci některých invazních druhů použitých v experimentu, nebyl na ponechaných kontrolních plochách za celou dobu trvání pokusu zaznamenán semenáček žádného ze sledovaných druhů. To podpořilo předpoklad, že pokus nebyl ovlivněn transportem diaspor sledovaných invazních druhů z okolí pokusných ploch.

4.2.1. Odolnost sukcesních stádií k invazím

Pro většinu druhů se ukázala jako nejvýhodnější k uchycení semenáčků starší stádia (8 a 20 let). Hlavní důvody preference těchto stádií se pokusím nastínit v následujícím textu.

Je třeba zdůraznit, že tato tvrzení nejsou podpořena vlastními měřeními faktory životního prostředí. Tato studie byla koncipována (podobně jako v případě obdobné práce Bastl 1996) jako studie pilotní s návazností na řadu ekologických a ekofyziologických prací, detailně objasňujících chování jednotlivých invazních druhů.

4.2.1.1. Uchycení a přežívání semenáčků přes vegetační sezónu

Menší úspěšnost uchycení většiny sledovaných invazních druhů v nejmladším sukcesním stádiu souvisí především s nepříznivými abiotickými faktory prostředí. Povrch prakticky holého písčitého substrátu bez jakékoli rostlinné vegetace u iniciálních sukcesních stádií je nepříznivý jak pro klíčení tak pro následný růst a přežívání semenáčků. Ničím nekrytá svrchní vrstva substrátu totiž v létě velice rychle vysychá a může u ní docházet i k velice extrémním tepoltním výkyvům.

Dalším limitujícím faktorem na čerstvě vytěžených plochách může být nedostatek živin. Nízké hodnoty základních živin byly pozorovány na řadě treboňských pískoven (Krupauer et al. 1996, Zimmlová 1996).

Stálá disturbance větrem způsobila ztráty semenáčků především u druhů s citlivějšími semenáčky (*Ailanthus glandulosa*, *Heracleum speciosum* a *Lupinus polyphyllus*). Ve starších stádiích se projevil ochranný vliv okolní vegetace.

Vliv vodní eroze nebyl v případě pískovny Halámky pozorován.

Extrémní abiotické faktory prostředí způsobují, že uchycení semenáčků je velice riskantní a nejisté. Hlavním faktorem ovlivňujícím uchycení semenáčků, které jsou většinou nejcitlivějším vývojovým článkem životního cyklu (Kozłowski et al. 1991), je jejich neschopnost tolerovat tyto poměrně nepříznivé podmínky.

V nejmladším sukcesním stádiu se jako nejúspěšnější při klíčení ukázaly druhy světlomilné s poměrně většími semeny (*Ailanthus glandulosa* a *Pinus strobus*). Zdá se, že druhy s většími semeny se lépe vyrovnávají při klíčení s nepříznivými vlhkostními podmínkami prostředí (Burke & Grime 1996). Počet druhů vysévaných v pokusu však nedovoluje zobecnění tohoto rozsahu.

Jako nejúspěšnější druh nejmladšího sukcesního stádia se ukázala *Pinus strobus*. Ve srovnání s domácí *Pinus silvestris* je na nedostatek světla tolerantnější (Hanzélyová 1996), přesto druh přežil pouze v nejmladším sukcesním stádiu, jelikož pravděpodobně nesnesl limitaci světlem ve starších stádiích.

Druhé, tedy 8 let staré, stádium se ukázalo jako příhodnější pro uchycení invazních druhů. V tomto stádiu se zřejmě projevila pozitivní efekt již uchycených domácích druhů na podmínky prostředí a zároveň se neprojevila ve větší míře negativní vliv zcela zapojeného porostu (viz nejstarší stádium). Je to znamenitý příklad usnadňovacího (facilitačního) procesu, který je obecně předpokládán v iniciálních stádiích vývoje společenstev na extrémních substrátech (Connel & Slatzer 1977). Pozitivní vliv okolní nezapojené vegetace na uchycení a přežívání sledovaných semenáčků byl pozorován v celé řadě dalších případů např. primární sukcese na říčních náplavech (Johnson 1994), sukcese na opuštěných polích (Gill & Marks 1991, Werner & Harbeck 1982) a na výsypkách po těžbě uhlí (Prach 1987, 1994) apod. Nezapojený porost domácích druhů částečně stíní povrch půdy a tlumí tak největší mikroklimatické výkyvy na stanovišti.

Postupné zvyšování pokryvnosti domácích druhů mělo pravděpodobně celou řadu dalších pozitivních dopadů na uchycení invazních druhů.

Jako jeden z nejpodstatnějších faktorů příznivě ovlivňujících uchycení semenáčků bylo postupné zvyšování vlhkosti povrchových vrstev půdy. Zlepšování vodních podmínek stanoviště má kromě přímého vlivu ještě řadu nepřímých pozitivních vlivů, jako je působení na dostupnost živin pro rostliny. Jak bylo již mnohokrát ověřeno biologická aktivita půdy je přímo úměrná úživnosti stanoviště. Zvyšování obsahu vody spolu s přítomností kořenových exudátů rostlin příznivě ovlivňuje aktivitu a početnost dvou nejdůležitějších skupin půdních organismů a to půdních mikroorganismů (především bakterií a sinic) a mykorrhizních druhů hub (Parkinson 1981, Spent 1993, Walker & Chapin 1987). Zvyšování početnosti a aktivity těchto organismů v průběhu sukcese vegetace a jejich důležité postavení především v primární sukcesí bylo diskutováno např. v práci Walker & Chapin 1987.

Faktorem, který se naopak v průběhu sukcese evidentně stával limitujícím, je světlo. Stejně jako v případě podobného pokusu prováděného na vytěžených treboňských rašeliništích (Bastl 1996) byly

pozorovány v nejstarším sukcesním stádiu u citlivých druhů (např. *Heracleum speciosum*, *Lupinus polyphyllus*) zjevné známky nedostatku světla - vytahování semenáčků mnohdy vedoucím téměř až k ethiolaci.

Zajímavým nepříznivým faktorem, limitujícím invazi do nejstaršího stádia, byla přítomnost patogenů. Zvláště v nejvlhčích obdobích vegetační sezóny 1996 docházelo u nejstarších ploch a v menší míře u prostředních ploch ke ztrátám semenáčků působením houbových patogenů (u semenáčků *Acer negundo*). Tato skutečnost je tím zajímavější, že u invazních druhů se předpokládá jejich konkurenčním zvýhodnění vůči domácím druhům v důsledku nepřítomnosti přirozených predátorů a patogenů (Sykora 1990, Lodge 1993, Richardson et al. 1994).

Nepříznivý vliv rostlinného opadu (Sydes & Grime 1981 a,b, Facelli & Pickett 1991) nebyl v případě pískoven pozorován. Důvodem je zřejmě malá pokryvnost surového humusu (v nejstarším stádiu nedosahovala 50%).

4.2.1.2. Přežívání semenáčků do konce první vegetační sezóny - srovnání let 1995/1996

Přesto, že plnohodnotné vzájemné srovnání závěrečných počtů jednoletých semenáčků na konci první a druhé vegetační sezóny není vzhledem ke stávajícímu designu pokusu možné (výchozí počty semen v jednotlivých stádiích se ve vegetačních sezónách lišily), za smysluplné považují srovnání přežívání jednoletých semenáčků na konci první a druhé vegetační sezóny (viz obr. 11. a 13.).

Přežívání semenáčků pokusných druhů v obou sezónách vykazuje obdobné trendy. Jako příznivější pro přežití v prvním roce života se ukázala dvě starší stádia. V těchto stádiích přežívaly v obou vegetačních sezónách lépe druhy *Lupinus polyphyllus* a *Physocarpus opulifolia*. *Acer negundo* a *Bidens frondosa* ve starších stádiích přežívaly prokazatelně lépe ve druhé sezóně. Druh *Pinus strobus* přežíval v obou vegetačních sezónách prokazatelně nejlépe v nejmladším stádiu.

Reakce druhu *Heracleum speciosum* dobře odráží ovlivnění úspěšnosti invaze neofytů konkrétními klimatickými podmínkami dané sezóny (srovnej viz kap. 1.3.). Tento druh, který v prvním roce vymřel ve všech sukcesních stádiích, přežil ve druhém srážkově příznivějším roce v malém počtu exemplářů do konce vegetační sezóny. Ačkoli se tento poměrně vlhkomilný druh (Caffrey 1994, Ellenberg et al. 1991, Frank & Klotz 1990) v podmínkách suché stanovištní řady třeboňských pískoven ukázal jako naprosto neschopný invaze a přežití poměrně mizivého počtu semenáčků do další vegetační sezóny je nepravděpodobné.

Dalším druhem reagujícím na srážkově vyrovnanější druhou sezónu je *Bidens frondosa*. Tento vlhkostně velice náročný druh (Frank & Klotz 1990, Ellenberg et al. 1991) v první suché vegetační sezóně nevyklíčil. V druhé srážkově příhodnější sezóně vyklíčil a přežil do konce vegetační sezóny v naprosto nevyhovujících vlhkostních podmínkách suché řady. Druh přežil ve dvou starších stádiích a nejlépe přežíval v nejstarším vlhkostně nejoptimálnější sukcesním stádiu. V tomto stádiu bylo pozorováno dokonce úspěšné kvetení a tvorba diaspor.

Z výsledků je patrné, že průběh vegetační sezóny, popř. několika po sobě jdoucích sezón, může mít rozhodující vliv na invazi neofytů v konkrétních sukcesních stádiích.

4.2.1.3. Přežívání do konce prvního a druhého roku života

Přežívání semenáčků vyklíčených v sezóně 1995 přes první a druhý rok života (vegetační sezóny 1995 a 1996) ukazují obr. 11. a 12. Přežívání semenáčků v prvním a druhém roce života vykazuje obdobné trendy. Přes určité obtíže s interpretací (ve druhé sezóně byl počet semenáčků většinou malý

a došlo ke snížení počtu druhů s průkaznými výsledky přežívání) se dá konstatovat, že procento přeživších semenáčků v prvním a druhém roce života je srovnatelné.

Pouze u druhu *Lupinus polyphyllus* lze se značnou dávkou odvahy uvažovat o nárůstu procenta přežívání semenáčků ve druhém roce života (výsledky pro přežívání v obou sezónách jsou na hranici průkaznosti). *Lupinus polyphyllus* má z přeživších druhů (do druhé sezóny přežily pouze dlouhověké druhy) nejkratší ontogenetický vývoj, můžeme tedy u něj uvažovat o kratším juvenilním (nejvíce citlivém) stádiu. Toto tvrzení je pravděpodobné, ale vzhledem k neprůkaznému přežívání se pohybuje zřejmě už za hranicí fikce.

4.2.1.4. Přežívání přes zimu

Jako nejméně příznivé sukcesní stádium pro přežívání přes zimu se ukázalo nejmladší sukcesní stádium. Jediným druhem, který se vymyká z tohoto pravidla je *Pinus strobus*. Dosažené procento přeživších semenáčků přes zimní období pro jedno sukcesní stádium bylo u tohoto druhu nejvyšší ze všech sledovaných druhů. *Pinus strobus* v našich podmínkách spontánně invaduje i do mrazově značně extrémních lokalit např. pískovcových skalních měst v severních Čechách (Hanzélyová 1994, 1996).

Pro druh *Ailanthus glandulosa* se zimní období stalo fatálním, jelikož do druhé vegetační sezóny nepřežil jediný semenáček (viz obr. 2.). Toto zjištění do značné míry koresponduje s ekologickými vlastnostmi tohoto druhu. Jde o druh značně teplomilný vázaný téměř výhradně na prostředí tepelných ostrovů měst (Mihulka 1996, Pan & Bassuk 1986, Kowarik 1995), v teplejších oblastech invaduje i do volné krajiny (např. Panonská nížina).

Další teplomilný druh *Robinia pseudoacacia* (výsledky pro přežívání na hranici signifikance) nepřežil v nejmladším mrazově zřejmě nejextrémnějším stádiu, přežil pouze ve starších stádiích.

Tyto výsledky podporují hypotézu o mrazové limitaci některých invazních druhů v podmínkách střední Evropy.

Nepříznivými faktory uplatňujícími se při limitaci invazních druhů na pískovkách byly zřejmě mrazové vytahování semenáčků a vymrzání semenáčků přímým působením extrémně nízkých teplot.

Z výsledků experimentu je patrné, že nelze jednoznačně stanovit sukcesní stádium nejnáchylnější k invazi všech neofytů, ale obecně lze říct, že v podmínkách suché řady jsou na pískovkách nejnáchylnější k invazi neofytů starší stádia (8 a 20 let).

5. Závěr

Na sledovaných třeboňských písčinných bylo nalezeno 11 invazních druhů spontánně se účastnících sukcese vegetace. Většina nalezených druhů je vázána na příznivější stanoviště - suchou ruderálně ovlivněnou nebo vlhkou stanovištní řadu (např. *Epilobium ciliatum*, *Juncus tenuis*, *Solidago canadensis* a *Trifolium hybridum*). Jen malá část nalezených druhů (např. *Erigeron canadensis* a *Quercus rubra*) invadují do poměrně nepříznivé suché stanovištní řady již dále v průběhu sukcese neovlivněné činností člověka .

Z provedené analýzy snímkového materiálu vyplývá, že většina invazních druhů spontánně invaduje na příhodnějších stanovištích již v prvních rocích sukcese a největší pokryvnosti dosáhne v sukcesních stádiích starých 5 - 10 let.

Výsledky experimentu prováděného ve stádiích suché ruderálně neovlivněné sukcesní řady nepotvrdily v plném rozsahu domněnku, že jsou mladší stádia sukcese vegetace na třeboňských písčinných méně odolná k invazím než stádia starší. Uchycení invazních druhů v iniciálních stádiích sukcese na stanovištích této řady je limitováno v největším rozsahu nepříznivými abiotickými faktory.

Z výsledků provedeného experimentu je patrné, že příhodnější, v rámci suché stanovištní řady, jsou sukcesní stádia 8 a 20 let stará.

Výsledky experimentální a vegetačně popisné části se do značné míry doplňují. Počátek invaze neofytů do písčinných je výraznou měrou ovlivněn stanovištními faktory. Za relativně příznivějších podmínek (suchá ruderální a vlhká stanovištní řada) dochází k invazi neofytů již v iniciálních stádiích sukcese (viz vegetačně popisná část práce), ale za nepříznivých podmínek prostředí (suchá stanovištní řada) je většina invazních druhů schopna invadovat až pozdější stádia (viz experimentální část práce).

6. Poděkování

Chtěl bych v první řadě poděkovat svému školiteli Karlovi Prachovi za cenné rady, obětované grantové prostředky, poskytnutou literaturu a semena některých pokusných druhů, Markovi Bastlovi za zcela významnou pomoc při statistickém zpracování dat a Romaně Suché za úpravu rukopisu po formální stránce.

7. Literatura

- Abbott, R. J. 1992.** Plant Invasions, Interspecific Hybridization and the Evolution of New Plant Taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 401-405.
- Anonymous 1958.** Atlas podnebí Československé republiky. Ústřední správa geodézie a kartografie, Praha.
- Anonymous 1995a.** S-PLUS Guide to Statistical and Mathematical Analysis, Version 3.3 for Windows. StatSci, a division of Mathsoft, Inc., Seattle, Washington.
- Anonymous 1995b.** User's manual, Version 3.3 for Windows. StatSci, a division of Mathsoft, Inc., Seattle, Washington.
- Baker, H. G. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H. G. & Stebbins, G. L. (eds.): *The genetics of colonizing species*, pp. 147-172. Academic Press, New York, USA.
- Bastl, M. 1996.** Odolnost sukcesních stádií vytěženého rašeliniště k invazím. - Ms. (Magisterská diplomová práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Bastl, M., Kočár, P., Prach, K. & Pyšek, P. 1996.** The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man-made sites: an experimental approach. In: Brock, J. (ed.): *Plant invasions, general aspects and applications II*. SPB Academic publishing, Amsterdam, The Netherlands (in press).
- Binggeli, P. 1994.** The misuse of terminology and anthropomeric concepts in the description of introduced species. *Bull. Brit. Ecol. Soc.* 25(1): 10-13.
- Burke, M. J. V. & Grime, J. P. 1996.** An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Caffrey, J.M. 1994.** Spread and management of *Heracleum mantegazzianum* (giant hogweed) along Irish river corridors. In: De Waal, L.C., Child, L.E., Wade, P.M. & Brock, J.H. (eds.): *Ecology and management of invasive riverside plants*, pp. 67-76, John Wiley & Sons.
- Chábera, S. 1985.** Jihočeská vlastivěda, řada A. - Neživá příroda. Jihočeské nakladatelství, České Budějovice.
- Connel, J. M. & Slatyer, R. O. 1977.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- di Castri, F. 1990.** On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In: di Castri, F., Hansen, A. J. & Debussche, M. (eds.): *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, pp. 3-16, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Dostál, J. 1950.** Květena ČSR. Přírodovědné nakladatelství, Praha.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. 1991.** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, Verlag Erich Goltze KG, Göttingen.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991.** Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Frank, D. & Klotz, S. 1990.** Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR, Martin - Luther - Universität, Halle - Wittenberg.
- Gill, D.S. & Marks, P.L. 1991.** Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 183-205.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. & Veblen, T. T. (eds.) 1992.** *Plant succession theory and prediction*. Chapman & Hall, London, UK.
- Hanzélyová, D. 1994.** Korelácia morfometrických charakteristik u *Pinus strobus* v CHKO Labské Pískovce. - Ms. (Bakalářská práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).

- Hanzélyová, D. 1996.** Zhodnocení variability růstových odpovědí na různé pH a výživu u semenáčků *Pinus sylvestris* L. a invazního druhu *Pinus strobus* L. - Ms. (Magisterská diplomová práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Hlásek, J. 1995.** Třeboňské pískovny. Ochrana přírody 50: 291-294.
- Hobbs, R.J. & Hueneke, L.F. 1992.** Disturbance, diversity and invasion: implication for conservation. Conservation Biology 6: 324-337.
- Holub, J. & Jirásek, V. 1967.** Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 2: 69-113.
- Johnson, W. C. 1994.** Woodland expansion in the Platte River, Nebraska: patterns and causes. Ecological monographs 64: 45-83.
- Jongman, R. H., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. R. F. 1987.** Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- Kočár, P. 1994.** Sukcese vegetace na místech narušených těžbou písku. - Ms. (Bakalářská práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Kowarik, I. 1995.** On the role of alien species in urban flora and vegetation In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, M. (eds.): Plant invasions - general aspects and special problems, pp. 85-103, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Kozłowski, T. T., Kramer, P. J. & Pallardz, S. G. 1991.** The physiological ecology of woody plants. Academic Press Inc., San Diego, California, USA.
- Krupauer, V., Bican, J. & Drbal, K. 1990.** Extacted Sand Pits: Man-made Ecosystem of Třeboň Biosphere Reserve. Academia, Praha.
- Lepart, J. & Debussche, M. 1991.** Invasion processes as related to succession and disturbance. In: Groves, R.H. & di Castri, F. (eds.): Biogeography of Mediterranean invasions, pp. 159-177, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Lodge, D. M. 1993.** Biological invasions: lessons for ecology. TREE 8: 133-137.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989.** Generalized linear models. (second edition) Chapman & Hall, London.
- Mihulka, S. 1996.** Invazní rostliny v dílčím krajinném úseku. - Ms. (Magisterská diplomová práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Noble, I. R. 1989.** Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmánek, M. & Williamson, M. (eds.): Biological invasions: a global perspective, pp. 301-313, John Wiley & Sons, New York, USA.
- Osbornová, J., Kovářová, M., Lepš, J.Š. & Prach, K. (eds.) 1990.** Succession in Abandoned Fields. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Pan, E. & Bassuk, N. 1986.** Establishment and distribution of *Ailanthus altissima* in the urban environment. Journal of Environmental Horticulture 4:1-4.
- Parkinson, D. 1981.** Ecology of soil fungi. In: Cole, G.T. & Kendrick, W.B. (eds.): Biology of conidial fungi, pp. 277-294, Academic Press, London, UK.
- Petráčková, V., Kraus, J. et al. 1995.** Akademický slovník cizích slov. pp. 834. Academia, Praha.
- Prach, K. 1981.** Selected ecological characteristics of shrubby succesional stages on abandoned fields in the Bohemian Karst. Preslia 53:159-169.
- Prach, K. 1987.** Succession of vegetation on dumps brown coal mining, NW Bohemia, Czechoslovakia. Folia Geobotanica 22: 339-354.
- Prach, K. 1994.** Succession of woody species in derelict sites in Central Europe. Ecological Engineering 3: 49-56.
- Prach, K. & Wade, P.M. 1992.** Population characteristic of expansive perennial herbs. Preslia 64: 45-51.

- Pyšek, P. 1991.** *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: the dynamics of spreading from the historical perspective. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 26: 439-454.
- Pyšek, P. 1995a.** On the terminology used on plant invasions (1974-1993). In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, M. (eds.): *Plant invasions - general aspects and special problems*, pp. 71-81, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Pyšek, P. 1995b.** Recent trends in studies on plant invasions (1974-1993). In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, M. (eds.): *Plant invasions - general aspects and special problems*, pp. 223-236, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Pyšek, P. & Prach, K. 1995.** Historický přehled lokalit *Impatiens glandulifera* na území České republiky a poznámky k dynamice její invaze. *Zprávy České Botanické Společnosti* 29 (1994): 11-31.
- Pyšek, P., Prach, K. & Šmilauer, P. 1995.** Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, M. (eds.): *Plant invasions - general aspects and special problems*, pp. 39-60, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Rejmánek, M. 1989.** Invasibility of plant communities. In: Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmánek, M. & Williamson, M. (eds.): *Biological invasions: A global perspective*, pp. 369-388, John Wiley & Sons, Chichester.
- Rejmánek, M. 1995.** What makes a species invasive? In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, P.M. (eds.): *Plant invasions: General Aspects and Special Problems*, pp.3-13, SPB Academic Publishers, Amsterdam, The Netherlands.
- Rothmaler, W. 1994.** *Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band.* Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Richardson, D. M., Williams, P. & Hobbs, R. J. 1994.** Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- Roy, J. 1990.** In search of the characteristics of plant invaders. In: di Castri, F., Hansen, A. J. & Debussche, M. (eds.): *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, pp. 19-36, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Salonen, V., Penttinen, A. & Särkkä, A. 1992.** Plant colonization of bare peat surface: population changes and spatial patterns. *Journal of Vegetation Science* 3: 113-118.
- Sekora, O. 1987.** *Knížka Ferdý mravence.* Albatros, Praha.
- Slavík, B. 1995.** Rod *Impatiens* v České republice. *Preslia* 67: 193-211.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F.J. 1995.** *Biometry.* W.H. Freeman & Co., New York, USA.
- Sprent, J. I. 1993.** The role of nitrogen fixation in primary succession on land. In: Miles, J. & Walton, D.W. (eds.): *Primary Succession on Land*, pp. 209-220, Blackwell Scientific Publications, London, UK.
- Sydes, C. & Grime, J. P. 1981a.** Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *Journal of Ecology* 69: 239-248.
- Sydes, C. & Grime, J. P. 1981b.** Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigations. *Journal of Ecology* 69: 249-262.
- Sykora, K. V. 1990.** History of impact of man on the distribution of plant species. In: di Castri, F., Hansen, A. J. & Debussche, M. (eds.): *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, pp. 19-36, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Šmilauer, P. 1992.** *CANODRAW user's guide version 3.0.* Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
- ter Braak, C. J. F. 1990.** *Canoco - a FORTRAN program for CANONical Community Ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis, version 3.10.* Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
- Walker, L.R. & Chapin, F.S. III. 1987.** Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 1.

- Werner, P.A. & Harbeck, A. L. 1982.** The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields. *The American Midland Naturalist* 108: 124-132.
- Zar, J. H. 1984.** *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Zimmlová, L. 1996.** Rostliny malých pískoven v CHKO Třeboňsko z hlediska ochrany přírody. - Ms. (Bakalářská práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Zvelebil, M. 1994.** Plant Use the Mesolithic and its Role in the Transition to Farming. *Proceeding of the Prehistoric Society* 60: 35-74.

8. Popis grafických příloh

Tab. 1. Přehled v experimentu použitých invazních druhů rostlin. Počty semen invazních druhů vysetých na 1 m². Dosažená klíčivost v laboratorních podmínkách. Maximální dosažený počet semenáčků na 1 m² a maximální terénní klíčivost vypočítaná jako podíl maximálního počtu semenáčků a počtu vysévaných semen.

Tab. 2. Použité ordinační analýzy a jejich výsledky.

Tab. 3. Fytcenologické snímky vegetace ve dvou starších sukcesních stádiích (8 a 20 let). Pokryvnost jednotlivých druhů je vyjádřena pomocí Braun-Blanquetovy sedmičlenné stupnice. Pokryvnost porostních pater a opadu je vyjádřena přímo v procentech.

Obr. 1. Průběh srážek a průměrných denních teplot v meteorologické stanici Nové Hrady - Byňov ve vegetačních sezónách 1995 a 1996. Obrázek ukazuje denní množství srážek, vyhlazenou křivku průběhu srážek (tenkou čarou) a křivku průběhu průměrných denních teplot (tlustou čarou). Šipkou je označen den výsevu invazních druhů.

Obr. 2. Přežívání semenáčků jednotlivých invazních druhů přes zimní období 1995/1996 vypočítané jako podíl počtu semenáčků při prvním jarním sčítání (v sezóně 1996) a počtu semenáčků při posledním podzimním sčítání (v sezóně 1995). Symbolem † jsou označena stádia, ve kterých měl sledovaný druh při posledním podzimním sčítání nulovou početnost (nevyklíčil ve vegetační sezóně 1995, nebo přes vegetační sezónu 1995 nepřežil). Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části dílčího obrázku (* pro $P < 0.05$; ** pro $P < 0.01$).

Obr. 3. Znázornění výsledků DCA pro úplný soubor druhových dat se zvýrazněnými invazními druhy. Druhy jsou označeny osmipísmennými zkratkami (první čtyři písmena rodového + první čtyři písmena druhového názvu) (viz příloha 1.).

Obr. 4. Znázornění výsledků CCA pro úplný soubor druhových dat se zvýrazněnými invazními druhy. Druhy rostlin jsou označeny osmipísmennými zkratkami (první čtyři písmena rodového + první čtyři písmena druhového názvu) (viz příloha 1.).

Vysvětlující proměnné:

sukcesní stáří - sukcesní stáří snímekovaných ploch

výška hladiny vody - hloubka hladiny podzemní vody (záporné hodnoty) popř. výška hladiny nadzemní vody (kladné hodnoty)

ruđerál - centroid pro ruđerálně ovlivněná místa (navážení organického nebo anorganického materiálu).

Obr. 5. Znázornění výsledků DCA pro druhový soubor dat bez ruđeralizací ovlivněných snímků se zvýrazněnými invazními druhy. Druhy rostlin jsou označeny osmipísmennými zkratkami (první čtyři písmena rodového + první čtyři písmena druhového názvu) (viz příloha 1.).

Obr. 6. Znázornění výsledků CCA pro druhový soubor dat bez ruđeralizací ovlivněných snímků se zvýrazněnými invazními druhy. Druhy rostlin jsou označeny osmipísmennými zkratkami (první čtyři písmena rodového + první čtyři písmena druhového názvu) (viz příloha 1.).

Vysvětlující proměnné:

sukcesní stáří - sukcesní stáří snímkovaných ploch

výška hladiny vody - hloubka hladiny podzemní vody (záporné hodnoty) popř. výška hladiny nadzemní vody (kladné hodnoty).

- Obr. 7. Závislosti pokryvnosti invazních druhů**, vyskytujících se spontánně na písčivých, na sukcesním stáří (GLM).
- Obr. 8. Závislosti pokryvnosti invazních druhů**, vyskytujících se spontánně na písčivých, na výšce hladiny vody (GLM).
- Obr. 9. Počty semenáčků** jednotlivých invazních druhů, **vyklíčených** ve vegetační sezóně 1995 (na 1m²), **na konci první vegetační sezóny** (1995) zobrazené pomocí boxplotů podle jednotlivých sukcesních stádií. Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdičky v horní části dílčího obrázku (* pro P < 0.05).
- Obr. 10. Počty semenáčků** jednotlivých invazních druhů, **vyklíčených** ve vegetační sezóně 1995 (na 1m²), **na konci druhé vegetační sezóny** (1996) zobrazené pomocí boxplotů podle jednotlivých sukcesních stádií. Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části dílčího obrázku (* pro P < 0.05; ** pro P < 0.01).
- Obr. 11. Přežívání semenáčků** jednotlivých invazních druhů (**vyklíčených** ve vegetační sezóně 1995) **přes první vegetační sezónu** (1995) vypočítané jako podíl počtu semenáčků při posledním podzimním sčítání (v sezóně 1995) a maximálního počtu semenáčků ve vegetační sezóně 1995. Symbolem † jsou označena stádia, ve kterých měl sledovaný druh v průběhu celé vegetační sezóny 1995 nulovou početnost (sledovaný druh ve vegetační sezóně 1995 nevyklíčil). Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části dílčího obrázku (* pro P < 0.05; ** pro P < 0.01).
- Obr. 12. Přežívání semenáčků** jednotlivých invazních druhů (**vyklíčených** ve vegetační sezóně 1995) **přes druhou vegetační sezónu** (1996) vypočítané jako podíl počtu semenáčků při posledním podzimním sčítání (v sezóně 1996) a maximálního počtu semenáčků ve vegetační sezóně 1996. Symbolem † jsou označena stádia, ve kterých měl sledovaný druh v celé vegetační sezóně 1996 nulovou početnost (nevyklíčil ve vegetační sezóně 1995, nebo nepřežil do vegetační sezóny 1996). Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části dílčího obrázku (* pro P < 0.05; ** pro P < 0.01).
- Obr. 13. Počty semenáčků** jednotlivých invazních druhů, **vyklíčených** ve vegetační sezóně 1996 (na 1m²), **na konci druhé vegetační sezóny** (1996) zobrazené pomocí boxplotů podle jednotlivých sukcesních stádií. Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části dílčího obrázku (* pro P < 0.05; ** pro P < 0.01; *** pro P < 0.001).
- Obr. 14. Přežívání semenáčků** jednotlivých invazních druhů (**vyklíčených** ve vegetační sezóně 1996) **přes druhou vegetační sezónu** (1996) vypočítané jako podíl počtu semenáčků při posledním podzimním sčítání (v sezóně 1996) a maximálního počtu semenáčků ve vegetační sezóně 1996. Symbolem † jsou označena stádia, ve kterých měl sledovaný druh v průběhu celé vegetační sezóny 1996 nulovou početnost (v sezóně 1996 nevyklíčil). Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části dílčího obrázku (* pro P < 0.05; ** pro P < 0.01).

Příloha 1. Použité zkratky druhových názvů.

Achi Mill - *Achillea millefolium*, **Agro Repe** - *Agropyron repens*, **Agro Alba** - *Agrostis alba*, **Agro Vulg** - *Agrostis vulgaris*, **Alis Plan** - *Alisma plantago-aquatica*, **Alnu Glut** - *Alnus glutinosa*, **Alop Aequ** - *Alopecurus Aequalis*, **Arte Vulg** - *Artemisia vulgaris*, **Bald Arun** - *Baldingera arundinacea*, **Betu Pend** - *Betula pendula*, **Cala Epig** - *Calamagrostis epigeios*, **Call Vulg** - *Calluna vulgaris*, **Care Briz** - *Carex brizoides*, **Care Lepo** - *Carex leporina*, **Care Rost** - *Carex rostrata*, **Cham Angu** - *Chamaenerium angustifolium*, **Cirs Arve** - *Cirsium arvense*, **Cirs Palu** - *Cirsium palustre*, **Chry Vulg** - *Chrysanthemum vulgare*, **Desc Caes** - *Deschampsia caespitosa*, **Desc Flex** - *Deschampsia flexuosa*, **Digi Isch** - *Digitalia Ischaemum*, **Eleo Ovat** - *Eleocharis ovata*, **Eleo Palu** - *Eleocharis palustris*, **Fila mini** - *Filago minima*, **Gali palu** - *Galium palustre*, **Glyc Flui** - *Glyceria fluitans*, **Glyc Plic** - *Glyceria plicata*, **Gnap Ulig** - *Gnaphalium uliginosum*, **Holc Lana** - *Holcus lanatus*, **Hier Pilo** - *Hieracium pilosella*, **Junc Arti** - *Juncus articulatus*, **Junc Bufo** - *Juncus Bufonius*, **Junc Effu** - *Juncus effusus*, **Leon Autu** - *Leontodon autumnalis*, **Lina Vulg** - *Linaria vulgaris*, **Lotu Corn** - *Lotus corniculatus*, **Lyco Euro** - *Lycopus europaeus*, **Lysi Vulg** - *Lysimachia vulgaris*, **Lyth Sali** - *Lythrum salicaria*, **Matr Mari** - *Matricaria maritima*, **Ment Arve** - *Mentha arvensis*, **Phra Comm** - *Phragmites communis*, **Pinu Silv** - *Pinus silvestris*, **Plan Majo** - *Plantago major*, **Poa Annu** - *Poa annua*, **Poly Hydr** - *Polygonum hydropiper*, **Popu Trem** - *Populus tremula*, **Quer Robu** - *Quercus robur*, **Ranu Flam** - *Ranunculus flammula*, **Rubu Frut** - *Rubus fruticosus*, **Rubu Idae** - *Rubus idaeus*, **Rume Acet** - *Rumex acetosella*, **Sali Capr** - *Salix caprea*, **Sali Cine** - *Salix cinerea*, **Sali Frag** - *Salix fragilis*, **Saro Scop** - *Sarothamnus scoparius*, **Scir Silv** - *Scirpus silvaticus*, **Sene Visc** - *Senecio viscosus*, **Sonc Oler** - *Sonchus oleraceus*, **Sper Rubr** - *Spergularia rubra*, **Tara Offi** - *Taraxacum officinale*, **Trif Prat** - *Trifolium pratensis*, **Trif Repe** - *Trifolium repens*, **Tuss Farf** - *Tussilago farfara*, **Typh Angu** - *Typha angustifolia*, **Typh Lati** - *Typha Latifolia*, **Vacc Myrt** - *Vaccinium myrtillus*, **Vacc Viti** - *Vaccinium vitis-idaea*, **Viol Arve** - *Viola tricolor* subsp. *arvensis*

Invazní druhy:

Bide Fron - *Bidens frondosa*, **Epil Cili** - *Epilobium ciliatum*, **Erig cana** - *Erigeron canadensis*, **Gali Parv** - *Galinsoga parviflora*, **Junc Tenu** - *Juncus tenuis*, **Lupi Poly** - *Lupinus polyphyllus*, **Matr Disc** - *Matricaria discoidea*, **Oeno Bien** - *Oenothera biennis*, **Quer Rubr** - *Quercus rubra*, **Soli Cana** - *Solidago canadensis*, **Trif Hybr** - *Trifolium hybridum*

Rod druh	Acer negundo	Ailanthus glandulosa	Bidens frondosa	Heracleum speciosum	Lupinus polyphyllus	Physocarpus opulifolius	Pinus strobus	Robinia pseudoacacia
Počet vysévaných semen	200	150	400	1000	90	500	100	200
Laboratorní klíčivost [%]	91	45	33	37	64	100	84	69
Počet semenáčků (max)	83	39	44	388	51	124	19	31
Terénní klíčivost (max) [%]	42	26	11	39	57	25	19	16

Tab. 1.

Analýza	DCA	CCA	DCA	CCA
Použitá data	všechny snímky	všechny snímky	všechny snímky kromě ruderálních	všechny snímky kromě ruderálních
Proměnné prostředí	-	výška hladiny vody sukcesní stáří ruderál	-	výška hladiny vody sukcesní stáří
Variabilita ^a 1. osa [%]	9	4	7	5
Variabilita ^a 1. + 2. osa [%]	15	7	12	7
1. kanonická osa	F ^b	9,34	-	7,44
	P ^c	0,002	-	0,002
Všechny kanonické osy	F ^b	7,14	-	5,92
	P ^c	0,002	-	0,002
Obrázek	3	4	5	6

^a Variabilita v druhových datech vysvětlená danou ordinační osou

^b Hodnota F - kritéria příslušná daným kanonickým osám

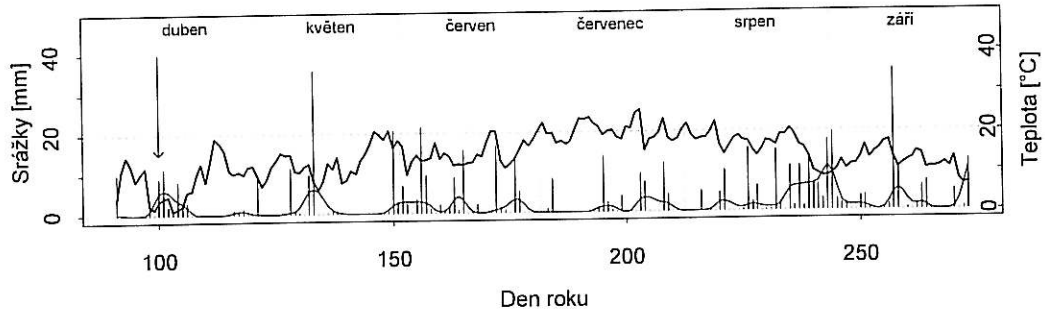
^c Signifikance získaná použitím Monte Carlo permutačního testu (500 permutací)

Tab. 2.

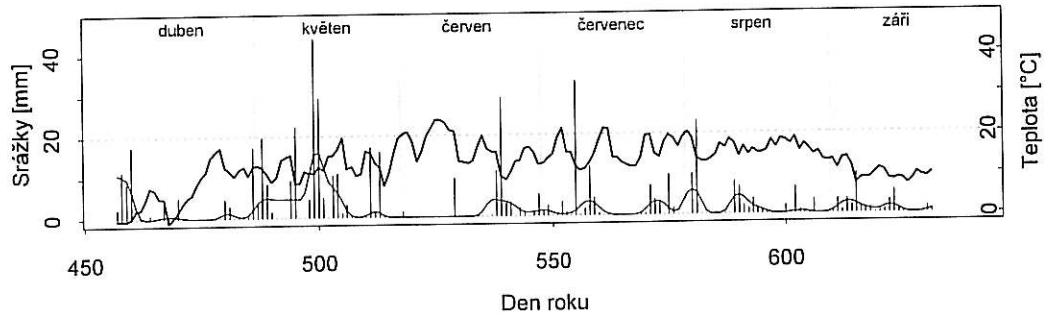
Stádium:	2 (prostřední)				3 (nejstarší)			
Číslo snímku:	1	2	3	4	1	2	3	4
Stáří v letech:	8	8	8	8	20	20	20	20
Plocha snímku v m ² :	25	25	25	25	25	25	25	25
Pokryvnost celkem v %:	45	45	30	45	70	75	70	70
Pokryvnost jehlič. opadu v %:	15	20	10	10	30	30	30	30
Pokryvnost list. opadu v %:	10	10	5	5	15	15	15	15
Pokryvnost opadu celkem v %:	35	30	15	15	45	45	45	45
Pokryvnost E₀ v %:	25	20	20	30	0	0	0	0
<i>Politrichum piliferum</i>	2	2	2	3	-	-	-	-
Pokryvnost E₁ v %:	10	15	10	10	5	5	7	7
<i>Betula pendula</i> (juv.)	-	-	-	-	-	r	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1	+	1	-	-	-	-	-
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	2	1	2	+	1	1	1
<i>Frangula alnus</i> (juv.)	1	1	-	-	r	r	r	r
<i>Pinus silvestris</i> (juv.)	1	1	1	2	-	-	-	-
<i>Populus tremula</i> (juv.)	1	1	-	+	-	-	-	-
<i>Quercus robur</i> (juv.)	-	-	+	-	+	-	1	1
<i>Salix cinerea</i> (juv.)	-	-	-	-	r	-	-	-
<i>Senecio viscosus</i>	r	r	-	-	-	-	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> (juv.)	-	-	-	-	r	-	-	-
<i>Taraxacum officinale</i>	-	r	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	-	r	r	-	r	-
Pokryvnost E₂ v %:	35	35	20	25	2	0	3	0
<i>Betula pendula</i>	1	1	-	+	+	-	1	-
<i>Pinus silvestris</i>	3	3	2	2	-	-	1	-
<i>Populus tremula</i>	1	-	-	-	+	-	-	-
<i>Salix cinerea</i>	-	1	-	-	-	-	-	-
Pokryvnost E₃ v %:	-	-	-	-	70	70	70	70
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Pinus silvestris</i>	-	-	-	-	4	4	4	4

Tab. 3.

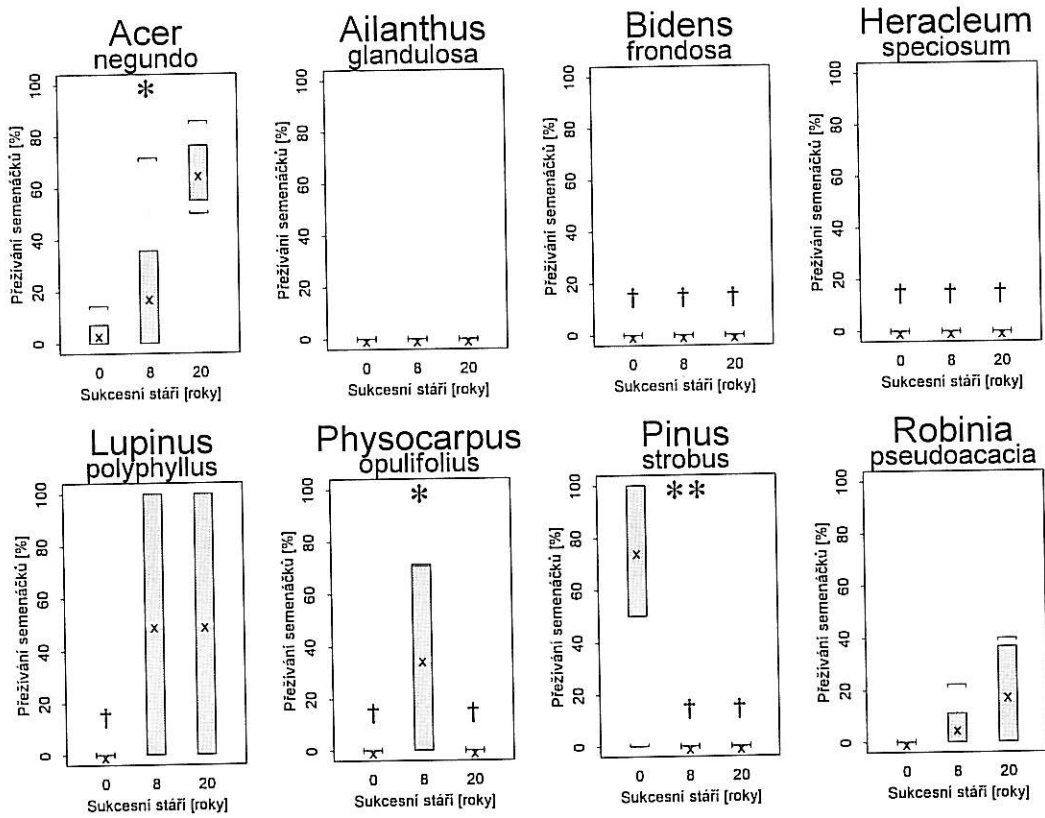
Vegetační sezóna 1995



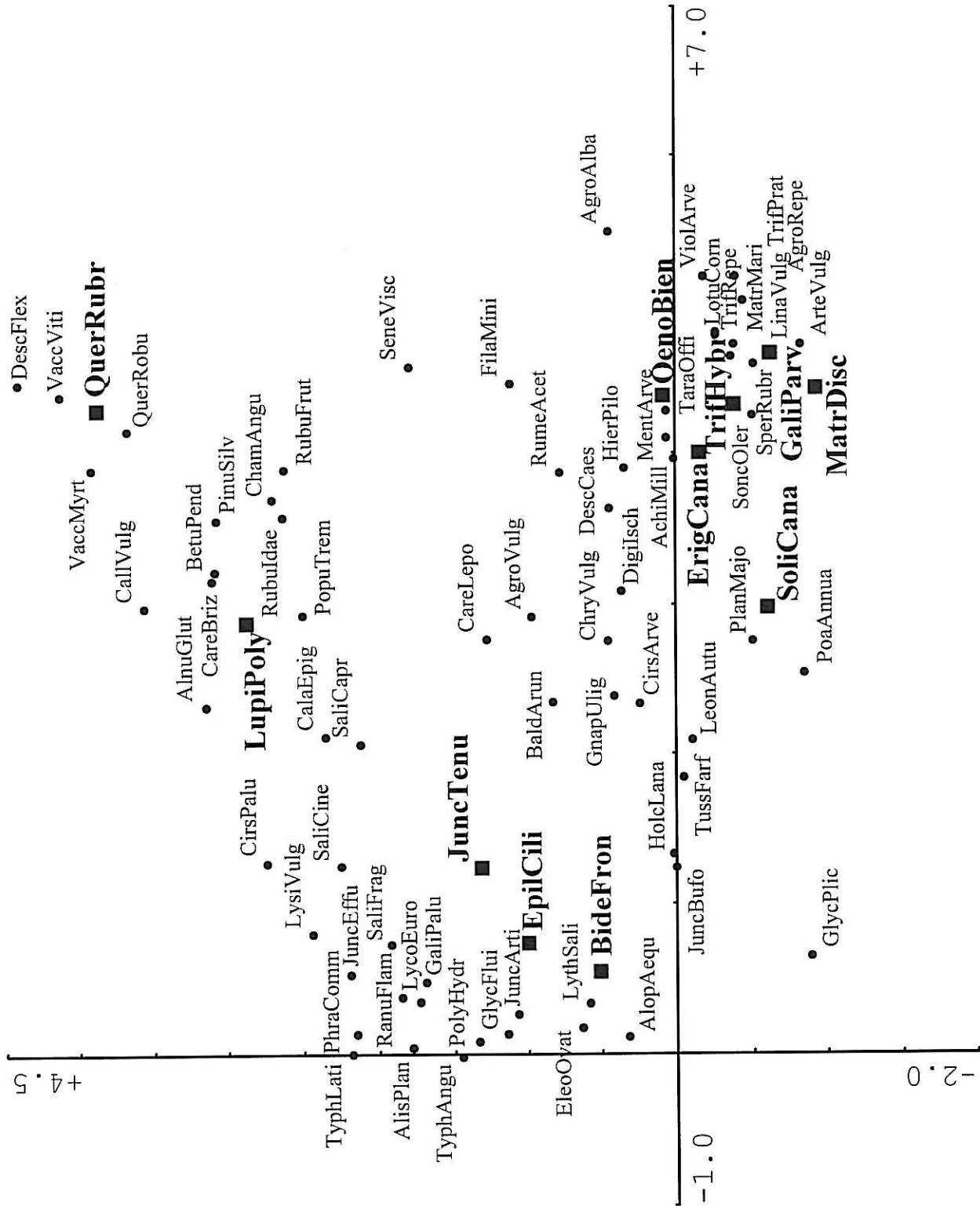
Vegetační sezóna 1996



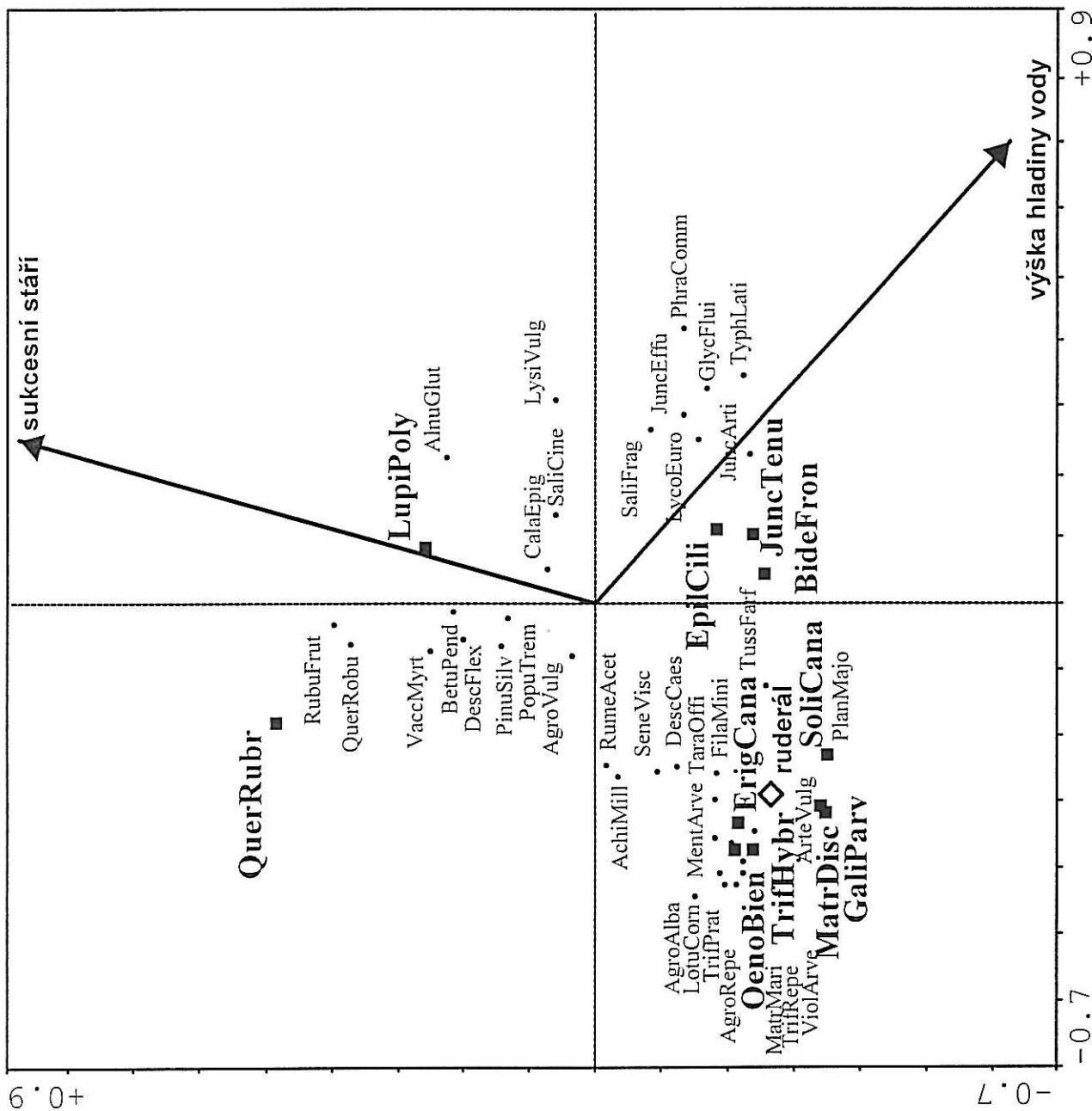
Obr. 1.



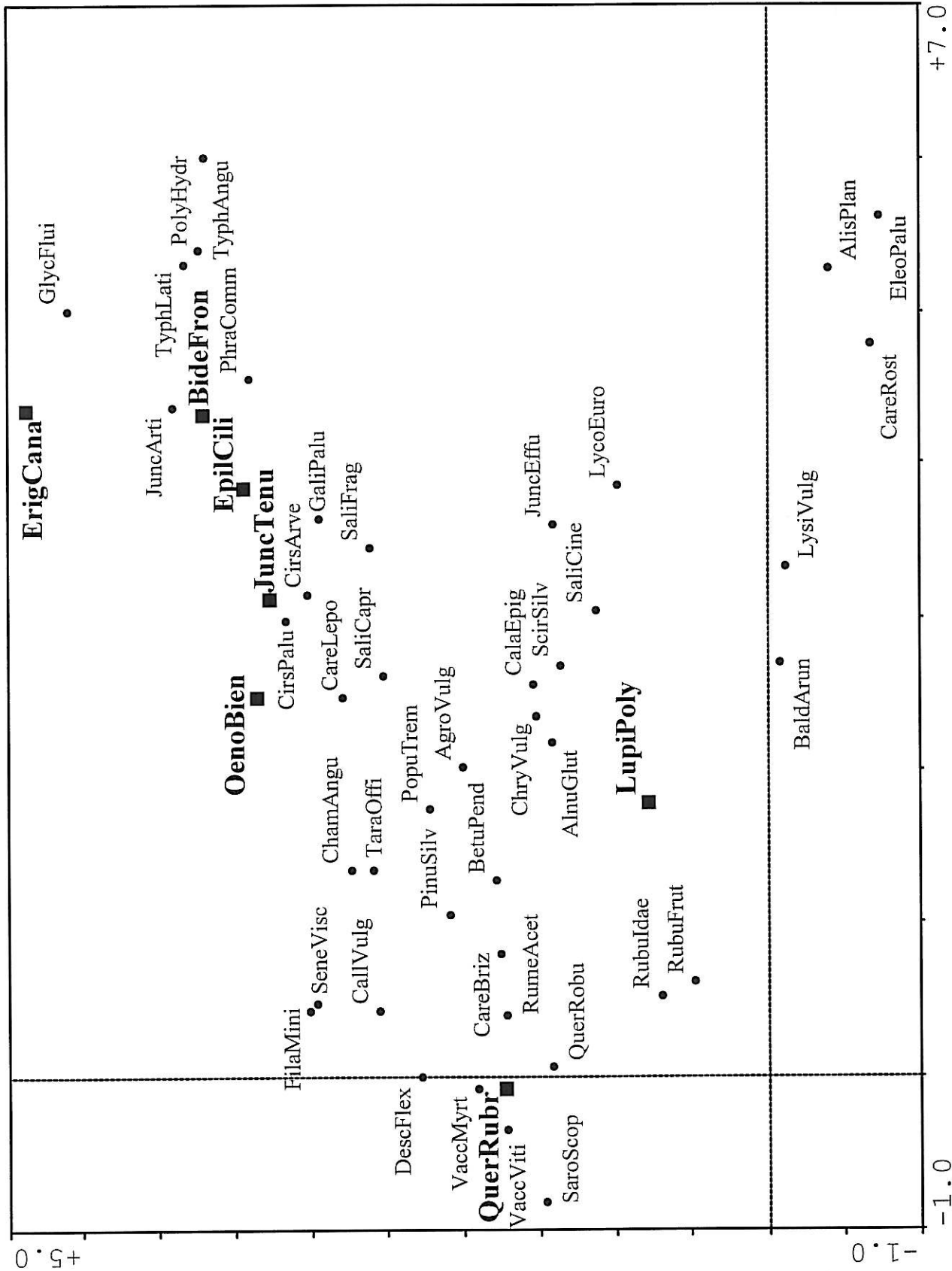
Obr. 2.



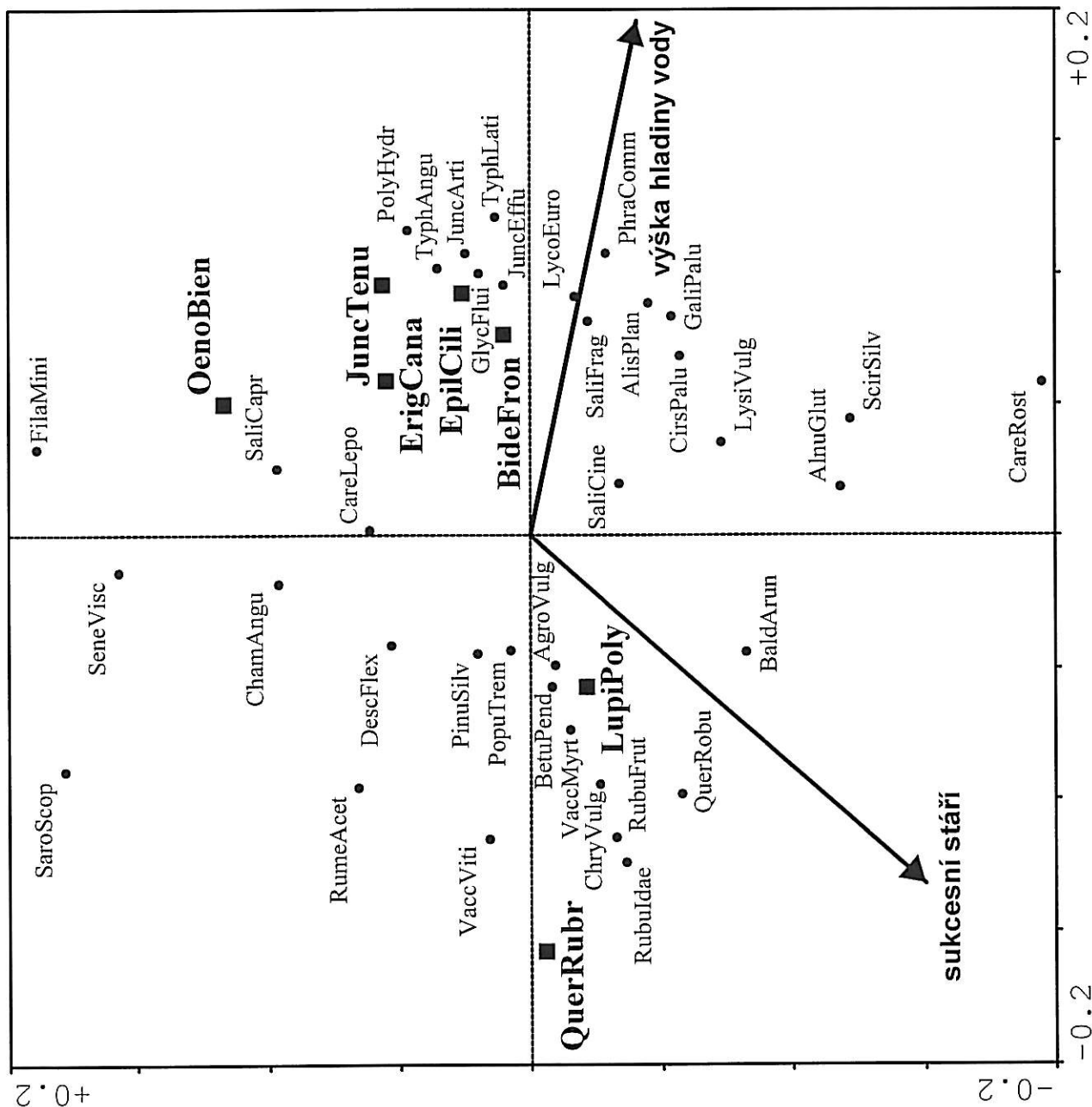
Obr. 3.



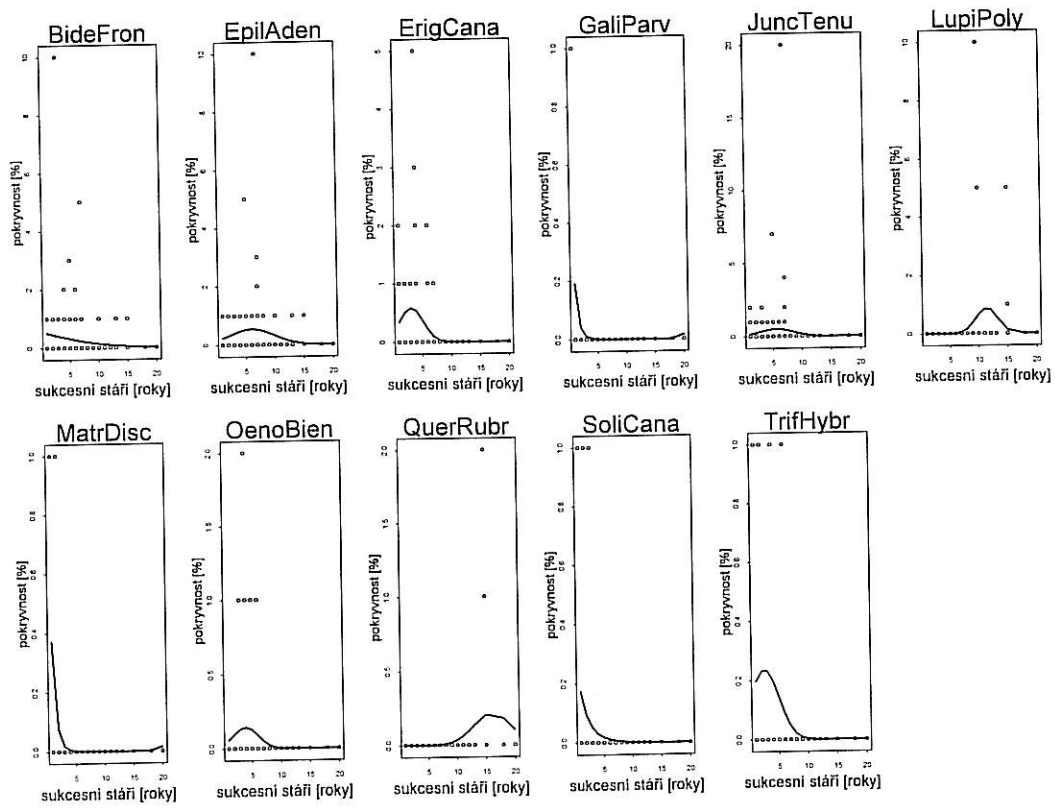
Obr. 4.



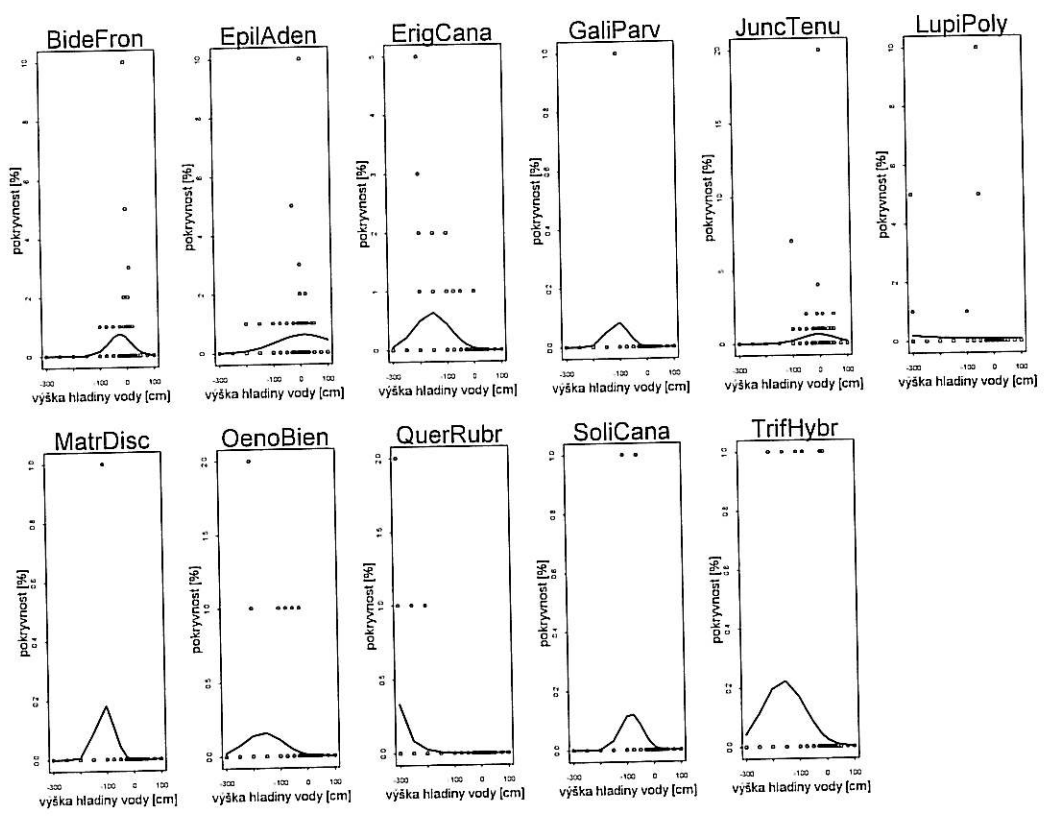
Obr. 5.



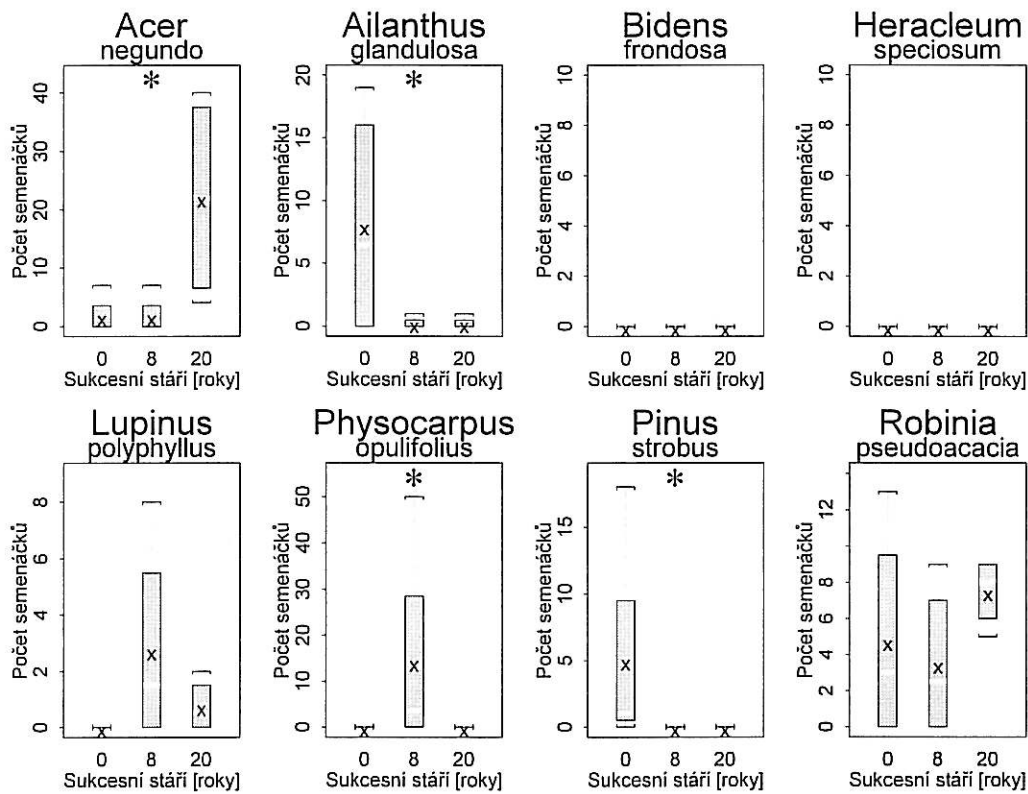
Obr. 6.



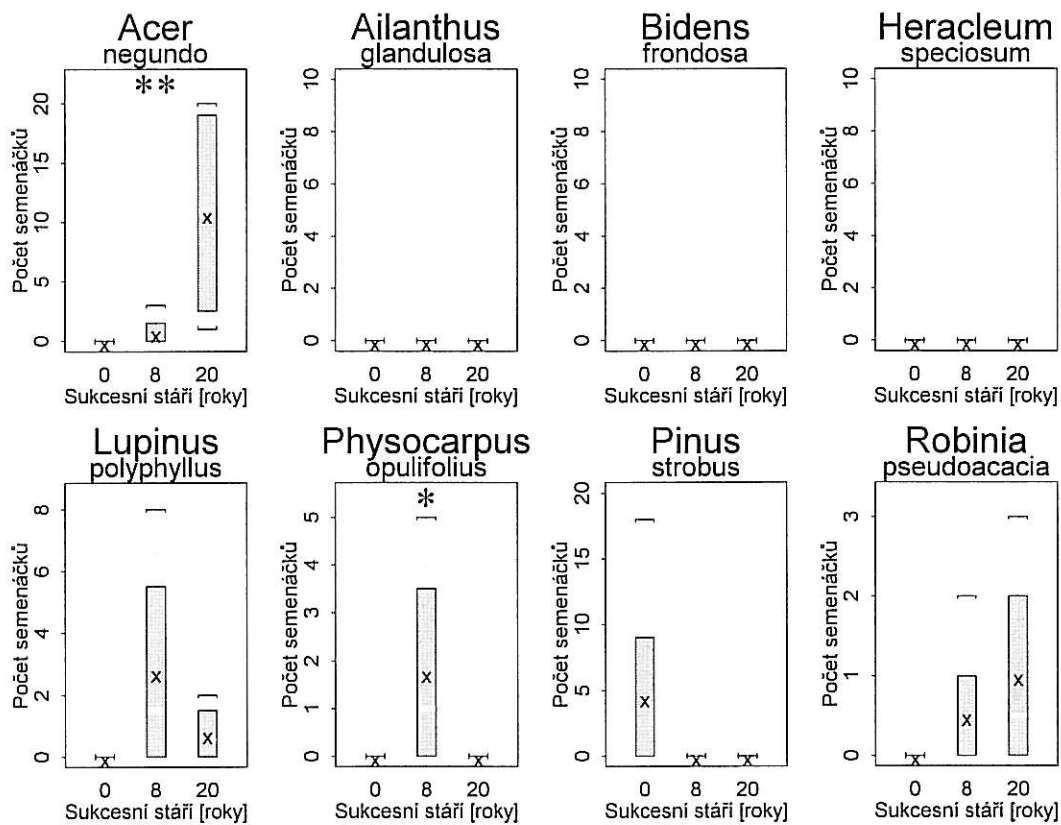
Obr. 7.



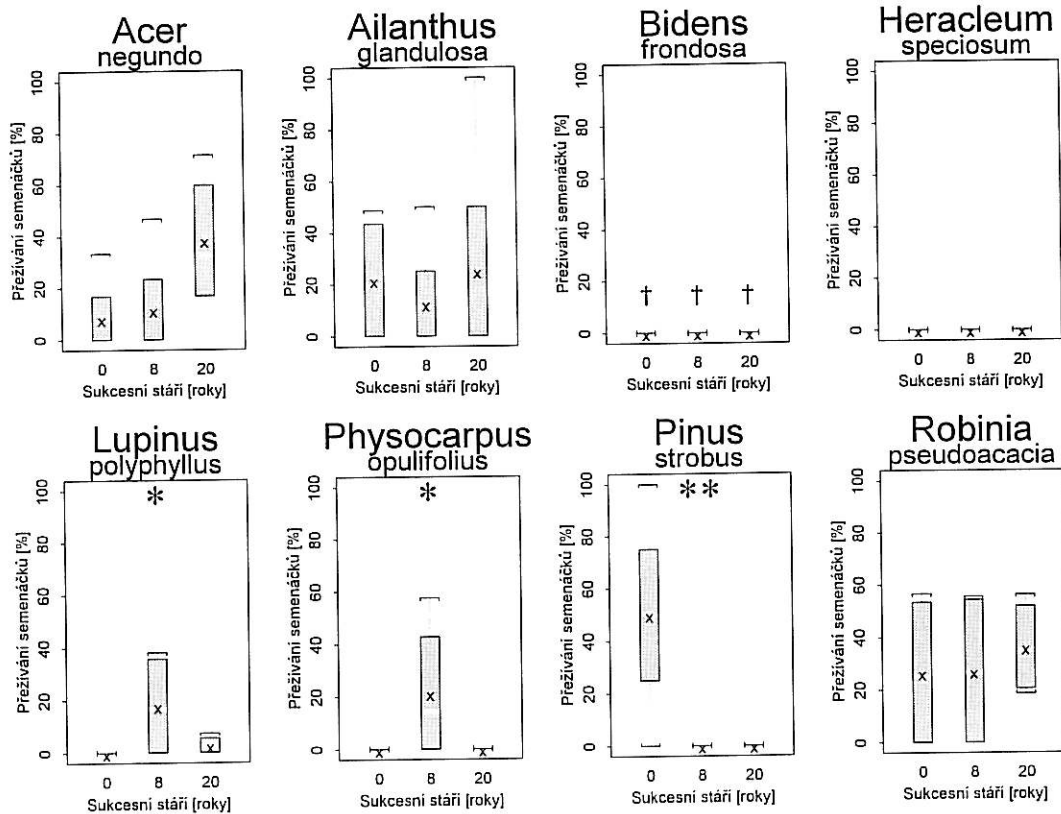
Obr. 8.



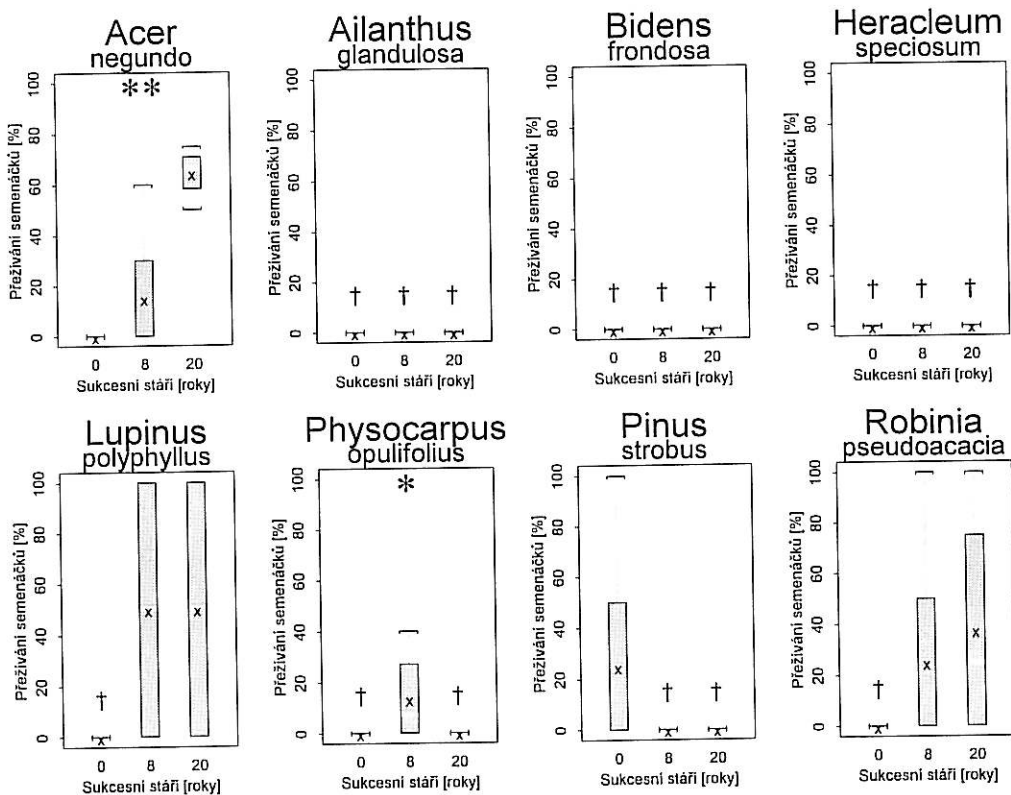
Obr. 9.



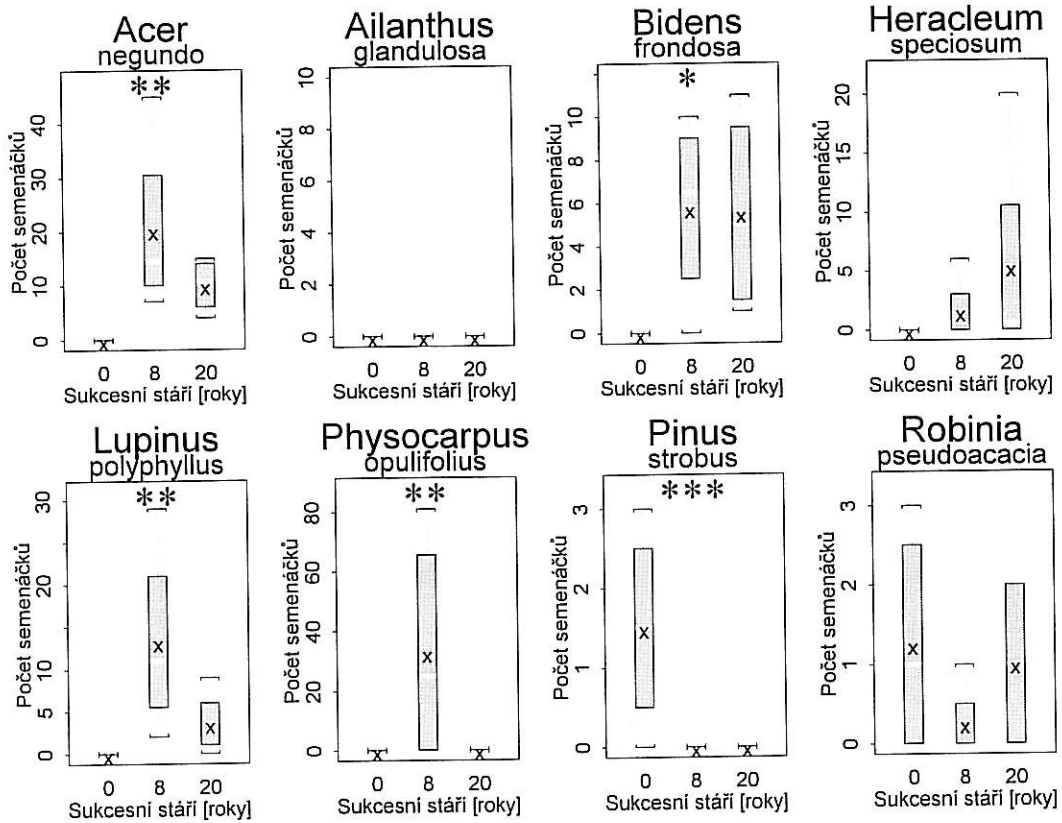
Obr. 10.



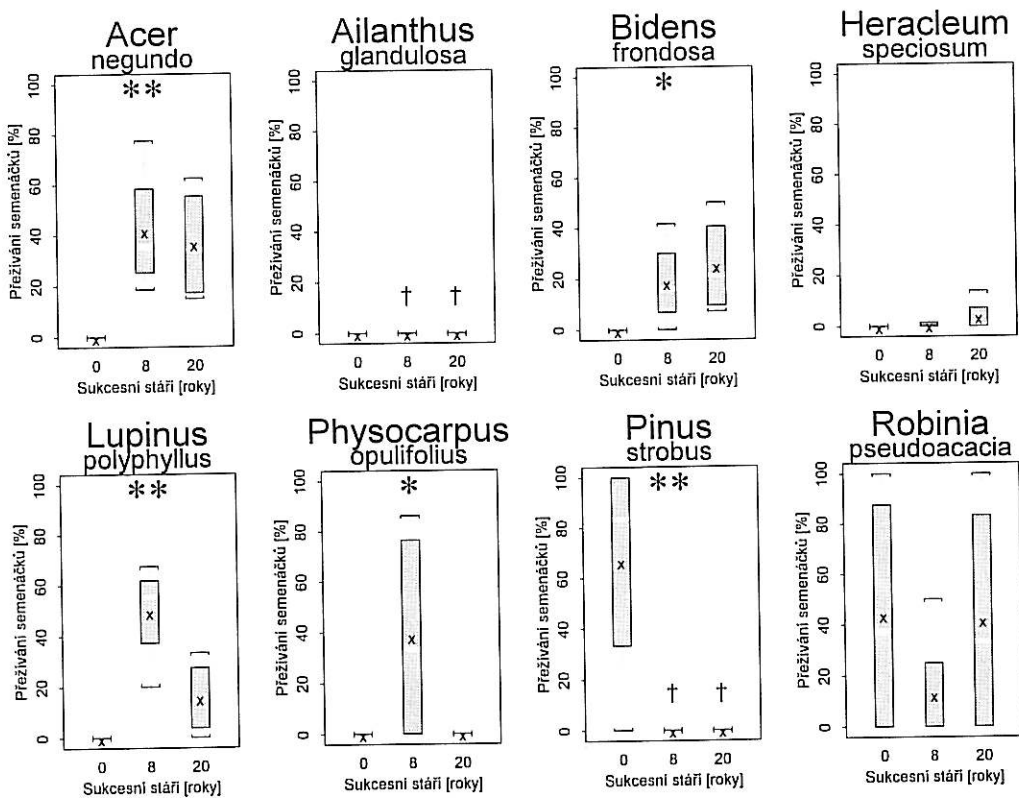
Obr. 11.



Obr. 12.



Obr. 13.



Obr. 14.