

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Biologická fakulta



MAGISTERSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE

**Přirozená obnova blatkových  
borů – porovnání ekologie *Pinus  
rotundata* a *Pinus sylvestris***

Vypracoval: Jiří Mach

Vedoucí práce: Mgr. Marek Bastl

České Budějovice, 2007

## MAGISTERSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE

Mach J. (2007): Přirozená obnova blatkových borů – porovnání ekologie *Pinus rotundata* a *Pinus sylvestris* [Natural regeneration of *Pinus rotundata* stands – comparative ecology of *Pinus rotundata* and *Pinus sylvestris*] – 42 pp., Master thesis, Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### ANNOTATION

1. The limitation of the natural regeneration of *Pinus rotundata* stands, a unique Central European peat bog ecosystem, was studied. Early seedling establishment and survival of naturally regenerated, sown and planted seedlings of both pine species was monitored in relation to the occurrence of different moss species and microhabitat conditions in scarified, intact, mined and undisturbed treatments. Additionally, light dependent photosynthesis and water deficiency resistance were investigated at 3 and 14 months old seedlings of *P. rotundata* and *P. sylvestris* in laboratory experiments.
2. Data collected from different sites revealed low survival of both, naturally regenerated as well as sown seedlings of both pine species. *Sphagnum* spp. was the best substrate for survival of naturally regenerated seedlings. Combinations of the positive effects of water level drawdown and low light availability were considered as the best predictor for seedling survival in disturbed environments.
3. Shade tolerance, one of the key factors underlying dynamics of plant population, was found to be higher for older seedlings of *P. rotundata* in contrary to *P. sylvestris*, which had a higher photosynthetic capacity.
4. Irrigation experiment performed to study the impact of drought conditions, probably the main mortality factor in mined sites, confirmed lower water resistance for older *P. rotundata* than for *P. sylvestris*.
5. All of the results suggest a large intraspecific variation in the survival ability and physiological characteristics of both pine species.

Práce byla financována granty Mattoni Awards for Studies of Biodiversity and Conservation Biology 2002, 2003 a 2005 a Studentskou grantovou agenturou v r. 2002.

Prohlašuji, že jsem uvedenou magisterskou diplomovou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.

České Budějovice, 3.1 2007

  
.....  
Jiří Mach

## PODĚKOVÁNÍ

*Chtěl bych poděkovat svému školiteli M. Bastlovi za poskytnutí tématu této práce, mnoha cenných rad, trpělivost přes moji tvrdohlavost a především za vedení k samostatnému řešení problémů. Dále můj upřímný dík náleží lidem, kteří mi ochotně radili a pomáhali, byť jen s drobnějšími problémy, které se vyskytly, jmenovitě alespoň J. Šantrůčkovi za pomoc a konzultace při fyziologických měřeních, V. Lantovi a Stáníkovi za nakažlivý optimismus a P. Konvalinkové za zapůjčení vybrané literatury. Především pak patří můj dík R. Mattonimu, hlavnímu sponzorovi této práce a Katedře botaniky za poskytnutý azyl. Nakonec a nejvíce bych rád poděkoval osobě mně nejbližší, jakožto i mé rodině.*

## OBSAH

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>1</b>
1.1 KLASIFIKACE RAŠELINIŠŤ .....	1
1.2 STRUKTURA, VÝVOJ A ZONACE RAŠELINIŠŤ .....	2
1.3 VLIV ČLOVĚKA .....	3
1.4 PŘIROZENÁ OBNOVA .....	3
1.5 MANAGEMENT NARUŠENÝCH LOKALIT .....	4
1.6 EKOLOGIE, FYZIOLOGIE SLEDOVANÝCH DRUHŮ .....	5
1.7 CÍL PRÁCE .....	6
<b>2. MATERIÁL A METODIKA</b> .....	<b>8</b>
2.1 STUDOVANÉ LOKALITY .....	8
2.1.1 Červené blato .....	8
2.1.2 Soumarský Most .....	9
2.1.3 Nová Hůrka .....	10
2.2 PŘIROZENÁ OBNOVA – VLIV SUBSTRÁTU .....	10
2.3 TERÉNNÍ VÝSADBOVÝ EXPERIMENT – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU .....	11
2.4 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT I – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU .....	12
2.5 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT II – VLIV LOKÁLNÍHO NARUŠENÍ .....	13
2.6 FOTOSYNTETICKÁ MĚŘENÍ .....	14
2.7 MĚŘENÍ VODNÍHO POTENCIÁLU .....	14
<b>3. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT</b> .....	<b>16</b>
<b>4. VÝSLEDKY</b> .....	<b>17</b>
4.1 PŘIROZENÁ OBNOVA – VLIV SUBSTRÁTŮ .....	17
4.2 TERÉNNÍ VÝSADBOVÝ EXPERIMENT – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU .....	18
4.3 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT I – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU .....	19
4.4 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT II – VLIV LOKÁLNÍHO NARUŠENÍ .....	20
4.5 FOTOSYNTETICKÁ MĚŘENÍ .....	21
4.6 MĚŘENÍ VODNÍHO POTENCIÁLU .....	23
<b>5. DISKUSE</b> .....	<b>25</b>
5.1 TERÉNNÍ EXPERIMETY .....	25
5.2 FYZIOLOGICKÁ MĚŘENÍ .....	31
<b>6. ZÁVĚR</b> .....	<b>34</b>
<b>7. LITERATURA</b> .....	<b>36</b>

## 1. ÚVOD

Středoevropská rašeliniště s dominancí borovice blatky (*Pinus rotundata* Link.) (Skalický 1988) představují jedny z nejlépe zachovaných primárních ekosystémů. Přibližně ve stejném rozsahu a rozšíření přetrvávají kontinuálně již od časného holocénu (Jankovská 1980).

Rašeliniště lze obecně definovat jako semiterestrické ekosystémy na trvale nebo dlouhodobě zamokřených biotopech, v nichž převažuje biotická primární produkce nad dekompozicí a v jejichž substrátu se hromadí odumřelá organická hmota (Dohnal 1965, Jeník & Soukupová 1989). Ve světovém měřítku zaujímají přes 50 % rozlohy všech mokřadních biotopů. Vznikají a jsou nejvíce rozšířeny v chladném podnebném pásu s četnými srážkami a malým výparem. V evropské oceánické oblasti (Skotsko, Irsko, Anglie), na Sibiři, Aljašce, v severní Kanadě a jinde, ve střední Evropě už jen v horských polohách nebo říčních aluviích. Jako ostrovní ekosystémy se specifickou strukturou a vývojem představují rovněž důležitou složku biodiverzity v oblastech jejich výskytu.

### 1.1 KLASIFIKACE RAŠELINIŠŤ

Z fytoocenologického hlediska lze rašeliniště na území ČR zařadit do tříd *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Tx. 1937 (rašelinné a slatinné louky) a *Oxycocco-Sphagnetum* Br.-Bl. et Tx. 1943 (vrchovištní rašeliniště s keříčky čel. *Vacciniaceae* a *Ericaceae*). Detailní přehled a charakteristiky jednotek na území ČR vypracoval Rybníček et al. (1984).

Studované lokality (podrobněji viz kap. 2.1) patří do třídy *Oxycocco-Sphagnetum*, as. *Pino rotundatae-Sphagnetum* Kästn. et Flöss. 1933, corr. Neuhäusl 1969. Jedná se o jednotku s výrazně středoevropským areálem. Těžiště výskytu blatkových borů se nachází v J a JZ Čechách (Třeboňská pánev, Šumava). Fyziognomie tohoto společenstva je určována stromovou formou (submontánní rašeliniště) borovice blatky (*P. rotundata*), příp. kříženců *P. x digenea* a *P. x pseudopumilio* (křovitá forma montánních poloh) (Rybníček et al. 1984). Indikačními druhy ve stromovém patře jsou: *P. rotundata*, *P. sylvestris*, *Betula pubescens*, *Picea abies*. Výška i zapojení stromového patra může být různá, pohybuje se však nejčastěji kolem 10 m, ale na lokalitách ovlivněných odvodněním kolem 15–18 m. Zápoj kolísá od roztroušených jednotlivých stromů po uzavřené lesní porosty. Bylinné patro bývá zapojeno řídké až velmi hustě, dominují v něm keříčky *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* a *V. vitis-idaea*, na vlhčích místech pak *Eriophorum vaginatum* a *E. angustifolium*. Zapojení mechového patra je poměrně vysoké. Převládají v něm druhy rodu *Sphagnum* (*S. magellanicum*, *S. fallax*, *S. flexuosum* aj.). V sušších partiích

pak přistupují další mechorosty (*Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum strictum* aj.) a v neposlední řadě také lišejníky (Rektoris et al. 1997, Kučerová et al. 2000).

## 1.2 STRUKTURA, VÝVOJ A ZONACE RAŠELINIŠŤ

Vznik rašeliny je umožněn současným působením několika základních faktorů: nízkou rychlostí rozkladu organické hmoty (vlivem nízké teploty, přebytku vody a nízké koncentraci kyslíku), vysokou koncentrací vodíkových iontů (pH je často nižší než 4) a obsahem některých specifických organických kyselin (huminové kyseliny, kyselina sphagnová), které mají antibiotické a konzervační účinky (Dohnal 1965, Brooks & Stoneman 1997, Mitsch & Gosselink 2000). Celkové množství akumulované rašeliny je pak dáno 2 hlavními faktory (Brooks & Stoneman 1997, Price et al. 2003):

1. produktivitou a dekompozicí rostlin ovlivněnou příkonem fotosynteticky aktivního záření (PhAR) a teplotou
2. vlhkostními podmínkami, jež jsou určeny množstvím srážek popř. vydatností pramenných vývěrů a evapotranspirací.

Nenarušená rašeliniště mají zpravidla vyvinuty dvě charakteristické vrstvy: akrotelm a katotelm (Ingram 1978, Brooks & Stoneman 1997). Akrotelm je tvořen živými, mrtvými a mírně rozloženými částmi mechorostů, jeho tloušťka je obvykle 0–50 cm. V této oblasti probíhají a nejvíce se projevují výkyvy hladiny podzemní vody. S rostoucí hloubkou se snižuje hydraulická konduktivita. Pod akrotelmem se nachází spodní vrstva – katotelm, která je trvale anaerobní (Damman 1986). Vyznačuje se mnohem vyšším stupněm dekompozice rostlin, rašelina má menší póry a nižší hydraulickou konduktivitu.

Z hlediska vertikální vegetační zonace lze u každého rašeliniště více či méně zřetelně rozlišit tři části: okrajové lesní porosty (lagg) tvořené především společenstvy as. *Sphagno-Piceetum*, přechodovou část sv. *Dicrano-Pinion*, *Betulion pubescentis* a centrální část as. *Pino rotundatae-Sphagnetum* (Rybniček et al. 1984).

V blatkových borech se jako přirozená součást vývoje rašeliniště uplatňuje cyklická regenerace podmíněná kolísáním hladiny podzemní vody (viz níže). V konečné fázi růstu přecházejí blatkové bory v rašelinná společenstva borů (ve vyšších polohách smrčín) tř. *Vaccinio-Piceetea* nebo v různá druhotná společenstva tř. *Nardo-Callunetea* (Rybniček et al. 1984).

### 1.3 VLIV ČLOVĚKA

Přes velmi přirozený charakter mnoha rašelinišť nelze říci, že by byla zcela ušetřena antropogenních vlivů. Stupeň ovlivnění rašelinišť působením lidského faktoru pak může být různého rozsahu. Největším zásahem do fungování rašeliniště je však bezesporu těžba rašeliny.

Tradiční ruční těžba (kotlovitá těžba, borkování), při které nebylo zapotřebí velkoplošného a důsledného odvodňování, se postupně stala finančně náročnou a pomalou. Od 50. let minulého století se používá velkoplošná mechanizovaná těžba. Jednou z nejrozšířenějších ve světě i u nás je metoda tzv. frézování. Spočívá v postupném odebrání slabých vrstev rašeliny z povrchu odvodněného rašelinového ložiska. Postupně se snižující se mocností rašelinného horizontu jeho odtěžováním a prohlubováním odvodňovacích kanálů dochází k celkové degradaci biotopu. Výsledkem je vegetace zbavená zbytková vrstva rašeliny o slabé mocnosti (několika cm–dm) s velmi nepříznivými fyzikálními vlastnostmi.

Byla však zkoumána také reakce rašelinných společenstev vůči přírodním událostem (napadení lýkožroutem, větrná kalamita, požár), na odvodnění či změny způsobené kyselými dešti. Na území ČR se tuto problematikou zbyvali např. Rybníček (1997, 2000), Rektoris et al. (1997), Horn & Bastl (2000), Jakšičová (2003).

### 1.4 PŘIROZENÁ OBNOVA

Obnova blatkových porostů a rostlinných společenstev probíhá v přirozených podmínkách formou cyklické regenerace. Stromové patro odčerpává značné množství vody transpirací a v plném rozvoji podmiňuje nástup fáze s chamaefyty. Padne-li část přestárlého porostu, vytvoří se vhodná mikrostaniště pro uchycení semenáčů na obnažené rašelinné půdě vývrátů, sníží se odběr vody transpirací, stoupne hladina podzemní vody a dochází k regeneraci rašelinotvorné fáze (Rybníček et al. 1984, Rektoris et al. 1997).

Téměř všechna rašeliniště však byla v posledních staletích nějakým způsobem narušena, především úpravou vodního režimu a těžebními zásahy. Bragg et al. (2003) uvádí, že výrazně tomu tak je zhruba u 60% evropských rašelinišť.

Přirozená obnova na těžných, ale také nenarušených lokalitách je ovlivněna abiotickými a biotickými podmínkami. Mezi hlavní abiotické podmínky patří chemické (variabilita v chemickém složení, obsah živin, pH) a fyzikální (objemové změny, retenční kapacita, hydraulická konduktivita) vlastnosti substrátu, výška hladiny podzemní vody a její fluktuace, změny ve světelném režimu po odstranění vegetačního krytu, ale např. i větrná eroze či pedokryogenní pohyby. Biotickými podmínkami je pak zejména přísun diaspor, který je

ovlivněn přítomností původní zdrojové vegetace v okolí a její vzdáleností od těžené plochy, množstvím plodících jedinců a schopností šíření diaspor (Salonen & Setälä 1992, Campbell et al. 2003, Gorham & Rochefort 2003).

Všechny tyto faktory se pak jistou měrou podílí na vytváření specifických růstových podmínek na určité lokalitě. Znalost těchto specifických podmínek prostředí ve vztahu k charakteristikám (ekologickým, fyziologickým) jednotlivých druhů představuje klíčový prvek cyklické regenerace a přirozené obnovy blatkových rašelinišť. Dále je také vhodným předpokladem pro úpravu managementu narušených lokalit.

## 1.5 MANAGEMENT NARUŠENÝCH LOKALIT

Po ukončení těžby jsou rašeliniště podrobena rekultivačním zásahům nebo jsou ponechána spontánní sukcesi. Rekultivace urychluje nastoupení nové vegetace a díky ní je většinou přeskočeno několik počátečních sukcesních stádií (Rochefort & Campeau 1997). Výběrem vhodných druhů a úpravou podmínek směřujících k původnímu stavu pak může být urychlena ještě více.

Obnova rašeliništní vegetace není tedy zpravidla možná bez vytvoření vhodných stanovištních podmínek, což je především zvýšení hladiny podzemní vody a snížení evaporace obnaženého povrchu rašeliny použitím řady různých technik (Brooks & Stoneman 1997, Price et al. 2003):

1. zahrazení odvodňovacích kanálů – účinnost je dána jejich hloubkou, vzdáleností mezi jednotlivými kanály a konduktivitou rašeliny (Meade 1992, Tuittila et al. 2000, Petrone et al. 2004)
2. terasování – má za následek vyrovnání hladiny vody u svahových rašelinišť a brání odtoku povrchové vody (Meade 1992)

V obou předchozích případech může ovšem často nastat také problém s nerovnoměrným zaplavováním povrchu.

3. pufrovací zóny – mění přechodnou část ke krajíně a blízké okolí způsobem příznivým pro rašeliniště, např. vybudování přečerpávacích kanálů v případě probíhající těžby vedle rekultivovaný ploch (Brooks & Stoneman 1997)
4. přeformování povrchu – hrubé terénní úpravy (Ferland & Rochefort 1997)
5. výsadba doprovodných druhů a mulčování za účelem ovlivnění mikroklimatu a evapotranspirace (Ferland & Rochefort 1997, Price et al. 2002, Cobbaert et al. 2004).



## 1.6 EKOLOGIE, FYZIOLOGIE SLEDOVANÝCH DRUHŮ

Růst a vývoj rostliny, základní životní procesy, metabolismus, přeměny energie, faktory prostředí a schopnost rostlinných organismů přizpůsobovat se těmto faktorům vzájemně ovlivňují úspěšnost druhu v určitém prostředí (Kozłowski et al. 1991).

Budeme-li studovat existenční podmínky v nichž typické rašeliništní a jim doprovodné druhy přežily od doby posledního zalednění zjistíme, že se přizpůsobily životu v jednom z nejnehostinnějších prostředí. Úzká adaptační šíře má však v tomto směru často za následek sníženou schopnost odolávat stresu při narušení přirozených podmínek (Taiz & Zieger 1991), což může v krajním případě vést až k celkovému ústupu druhu.

Borovice blatka (*P. rotundata*), střeoevropský endemit, představuje dominantní dřevinu na údolních vrchovištích (rozvodnicových rašeliništích), především v suprakolinním až submontánním stupni. Jako typický tyrfobiont, druh svým výskytem vázaný na rašeliniště, byl nucen se přizpůsobit úzce specifickým podmínkám (nadbytek vody, místy nepříznivé světelné podmínky, nedostatek dusíku, fosforu, vápníku, vysoká kyselost půdy, zvýšená rozpustnost sloučenin manganu, hliníku a železa, jež zde dosahují koncentrací pro většinu rostlin jedovatých) (Dohnal 1965, Schmid et al. 1995).

Borovice lesní (*P. sylvestris*) je druh s nejrozsáhlejším areálem v rámci čeledi *Pinaceae* a dominantní dřevina boreální zóny Evropy a Asie (Boratynski 1991). Je to druh s výraznou adaptabilitou k narušení prostředí, rostoucí na půdách charakterizovaných širokým rozsahem pH, dostupností živin, vody a vegetačního pokryvu (Persson 1980). Ekologie a fyziologie tohoto druhu byla v minulosti poměrně podrobně studována (Linder 1979, Ohlson 1995, Oleskog & Sahlen 2000, Cregg & Zhang 2001 etc.), nicméně je jen velmi málo dostupných informací (Schmid et al. 1995, Freléhoux et al. 2003, Mach 2003) zaměřených na studium ekofyziologických vlastností uplatňujících se jako předpoklad přirozené obnovy na hranici výskytu s taxonomicky blízkým příbuzným druhem *P. rotundata*. *P. sylvestris* přirozeně expanduje z okrajové zóny rašelinišť do původního biotopu *P. rotundata* především v souvislosti s narušením přirozených funkcí rašeliniště (odvodnění, těžba, následná změna hydrologického, trofického a světelného režimu). Na řadě lokalit tak může docházet rovněž k hybridizaci *P. rotundata* s dalšími druhy borovic (*P. sylvestris*, *P. mugo*) (Businský 1998, Richardson 1998). Někteří autoři pak vyjadřují obavy z ohrožení přirozeného genofondu *P. rotundata* (Holubičková 1965, 1981, Businský 1998).

La

## 1.7 CÍL PRÁCE

Podmínky mikrostanoviště a ekologické charakteristiky obou sledovaných druhů jsou pravděpodobně hlavními faktory určujícími přežívání, uchycení, růst a následně strukturu lesního porostu. Přežívání semenáčů jednotlivých druhů dřevin pak v daných podmínkách představuje kritickou fázi v přirozené obnově dřevin na vytěžených a nenarušených rašeliništích. Řada studií se v tomto směru soustředila především na druhově specifický vztah běžných rašeliništních druhů a mikrostanoviště, kvalitu substrátu (Ohlson & Zackrisson 1992, Salonen 1994, Gunnarsson & Rydin 1998, Girard et al. 2002, Hanssen 2002 etc.), dále na efekt vlivu lokálního narušení na přirozenou obnovu dřevin (Hörnberg et al. 1998, Engelmark & HYTEBORN 1999, Hanssen 2002) a klíčové charakteristiky prostředí jako vodní režim a s ním související koloběh živin (Ohlson 1995, Schouwenaars 1995, Robert et al. 1999, Tuitila 2000), vliv teplot, poškození mrazem (Salonen 1987, Price et al. 1998) a světelné podmínky vzhledem k rostlinnému krytu (Hilaire & Leopold 1995). Nicméně klíčové podmínky prostředí z hlediska přežívání semenáčů a jejich vliv na přirozenou obnovu druhu *P. rotundata* v různých prostředích rašelinišť jsou dalece neznámé.

Účelem této práce bylo zhodnotit základní podmínky prostředí ovlivňující přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* na těžbou narušených a nenarušených lokalitách a terénními a laboratorními experimenty a pozorováním zjistit ekologické požadavky klíčových druhů (*P. rotundata*, *P. sylvestris*) v přirozené obnově/degradaci blatkových borů. Práce se věnuje především otázce klíčení a přežívání semenáčů na různých substrátech v různých podmínkách stanoviště. Dále je zaměřena na otázky nároků *P. rotundata* na světlo a její odolnost snášet vysychání substrátu ve srovnání s hlavním, taxonomicky nejbližším konkurujícím druhem *P. sylvestris*. Dílčími částmi této práce bylo: *výše experiment. Zackrisson*

1. zjistit rozdíly v přirozené obnově (přežívání semenáčů *P. rotundata*, *P. sylvestris*) dřevin na vybraných substrátech (obnažená rašelina, *Sphagnum* spp., ostatní mechorosty)
2. terénním výsadbovým experimentem zjistit rozdíly v přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* mezi odtěženou a neodtěženou částí rašeliniště ve vztahu k vodnímu režimu a světelným podmínkám
3. terénním výsevovým experimentem zjistit rozdíly v přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* mezi odtěženou a neodtěženou částí rašeliniště ve vztahu k vodnímu režimu a světelným podmínkám
4. terénním výsevovým experimentem zjistit na vybraných rašeliništích vliv lokálního drobného narušení (stržení povrchové vrstvy akrotelmu) a vodního a světelného režimu na přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* v souladu s předpokladem cyklické regenerace

5. zjistit rozdíly ve fotosyntetické aktivitě mladších a starších semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris*
6. zjistit rozdíly v rezistenci mladších a starších semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* k vysychání substrátu.

## 2. MATERIÁL A METODIKA

Práce zaměřená jako srovnávací studie vybraných ekologických a fyziologických charakteristik klíčových z hlediska přirozené obnovy dvou blízké příbuzných taxonů si vyžaduje poněkud komplexnější přístup. V průběhu práce bylo tedy provedeno několik různých experimentů a pozorování sledujících možnost porovnání ekologie a základních fyziologických charakteristik *P. rotundata* a *P. sylvestris*. Jednotlivé experimenty a pozorování budou proto pro přehlednost popsány tak, jak byly v průběhu času realizovány, a vyhodnocovány, nejprve stručná charakteristika vybraných lokalit poté část probíhající v terénních podmínkách (vliv substrátů, výsadbové a výsevové experimenty) a nakonec část laboratorní (měření fotosyntézy a vodního potenciálu, zjištění rezistence k vysychání substrátu).

### 2.1 STUDOVANÉ LOKALITY

#### 2.1.1 Červené blato (465–475 m n. m.)

Národní přírodní rezervace o rozloze 331,4 ha se nachází při jižním okraji Třeboňské pánve. Jedná se o rozsáhlé lesní pánevní rašeliniště, přechodového typu. Podloží je tvořeno mydlovarským souvrstvím se šedými jíly (Kodym 1961). Část rašeliniště byla v minulosti odtěžena, v současné době však úspěšně regeneruje. Relativně velké množství jedinců *P. rotundata* v mladších věkových třídách vykazuje znaky hybridizace s *P. sylvestris*.

Přirozenými společenstvy jsou reliktní porosty *P. rotundata* (as. *Pino rotundatae-Sphagnetum*), edaficky podmíněné silnou vrstvou rašelinného sedimentu s různými typy vývojových stádií – podle výšky hladiny podzemní vody. Části porostu rostoucí na silněji odvodněné rašelině přecházejí v rašelinná společenstva borů as. *Dicrano-Pinion*. Na okrajích s nižší mocností rašeliny a v sušších partiích přecházejí tato společenstva borů v rašelinné smrčiny as. *Sphagno-Piceetum* nebo v některých místech v rašelinné březiny sv. *Betulion pubescentis*. Druhotnými společenstvy jsou úspěšná sukcesní stádia as. *Eriophoro vaginati-Sphagnetum recurvi* po maloplošné těžbě rašeliny. Bližší charakteristika viz např. Dohnal (1965) a Rybníček (1984).

### 2.1.2 Soumarský Most (740 m n. m.)

Rašeliniště představuje typické údolní vrchoviště, které se zformovalo pravděpodobně na bázi odstaveného ramene v aluviu řeky Vltavy. Celková výměra je přibližně 90 ha. Minerální podloží tvoří biotitické granitizované ruly dále překryté fytogenními sedimenty kvartéru (Chábera 1998).

Současný vegetační pokryv odráží provedené těžební a rekultivační zásahy a související úpravy vodního režimu na lokalitě.

Centrální část je v současné době tvořena převážně mulčovaným povrchem obnažené rašeliny, lokálně s iniciálními prvky vegetace. Rostlinná společenstva jsou zde tvořena především ostřicovými porosty s dominující *Carex rostrata*, *C. canescens*, *C. nigra*, *Juncus effusus*, *Molinia caerulea* a *Phalaris arundinacea*. Ve zmíněném úseku dochází místy v prohlubních a mělkých melioračních kanálech ke zpětnému procesu rašelinění. Pokryvnost vegetace v těchto místech je ovšem dosud velmi nízká a to i vzhledem k relativně dlouhému období po skončení těžby. Je tvořena iniciálními stádii, ve kterých v závislosti na podmínkách stanoviště dominují rovněž druhy r. *Carex*, dále pak *M. caerulea*, *Eriophorum vaginatum* a *E. angustifolium*.

Jihovýchodní část rašeliniště je v současné době po zahrnutí hlavních odvodňovacích kanálů trvale zavodněná, dochází k postupnému odumírání dřevin, převážně vzrostlých jedinců *P. sylvestris* a na mnoha místech ke zpětnému procesu rašelinění. Podobného stavu bylo dosaženo přehrazením melioračních kanálů také v západní, severozápadní části rašeliniště, kde dochází k rychlé eliminaci *P. abies* a nástupu druhů převážně r. *Carex*.

Na těžbou nezasazených partiích v okolí ploch obnažené rašeliny se na několika místech nachází fragmenty původního blatkového boru, které zastupuje společenstvo zařazované do komplexu submontánních borových rašelinišť as. *Pino rotundatae-Sphagnetum*, jehož fyziognomie je na dané lokalitě určována stromovou formou *P. rotundata* resp. *P. x digenea*. V bylinném patře převládají keříčkové formace druhů rodu *Vaccinium* s vysokým zastoupením *V. uliginosum*, *V. myrtillus* a *Calluna vulgaris*.

Širší okolí vlastního vrchoviště a sušší partie s nižší vrstvou rašeliny jsou tvořeny v různé míře pozměněnými společenstvy rašelinných smrčín as. *Sphagno-Piceetum* a rašelinnými bory sv. *Dicrano-Pinion* příp. druhotně vzniklými rašelinnými březinami sv. *Betulion pubescentis*.

### 2.1.3 Nová Hůrka (865–880 m n. m.)

Vrchoviště údolního typu, výrazně čočkovitého tvaru s antropicky téměř neovlivněným zapojeným porostem *P. rotundata* as. *Pino rotundatae-Sphagnetum* a bohatým podrostem *V. uliginosum*, *V. myrtilus* a *E. vaginatum*. Malá část jenž byla v minulosti borkováním odtěžena dnes přirozeně regeneruje. Okolí rašeliniště je v převážné míře tvořeno komplexy rašelinných a podmáčených smrčín as. *Sphagno-Piceetum*, lokálně pak společenstvy rašelinných březin sv. *Betulion pubescentis*. Geologický podklad oblasti tvoří injikované ruly s pronikou žulových a granodioritových těles (Chábera 1998). Bližší charakteristiku podává také např. Sofron (1973), Nesvadbová et al. (1994).

### 2.2 PŘIROZENÁ OBNOVA – VLIV SUBSTRÁTU

Sledování přirozené obnovy probíhalo na třech trvalých plochách založených v roce 1997 pro detailnější výzkum blatkových rašelinišť. Jednotlivé trvalé plochy byly umístěny v původním (antropicky nenarušeném) nebo alespoň původnímu stavu blízkém porostu na třech různých rašeliništích v různých nadmořských výškách v rozpětí přibližně 400 m. Jedna lokalita byla na Třeboňsku (Červené blato), zbývající dvě na Šumavě (Soumarský Most, Nová Hůrka).

Pro detailnější postihu mikroheterogenity prostředí byly po obvodu jednotlivých trvalých ploch (10 x 10 m) vytyčeny dílčí plochy (1 x 36 m). Tyto dílčí plochy měli sloužit ke sledování uchycování a přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* vzhledem k základním typům substrátu, ze kterého vyrůstají.

Terénní měření na jednotlivých lokalitách byla provedena vždy v období květen až červen a v říjnu v letech 2002, 2003, 2004 a 2005. V každé ploše byly pro účely dlouhodobého sledování označeny a souřadnicemi zaměřeny semenáče r. *Pinus*. U mladých semenáčů (nevětvící se rostlina do 10 cm výšky) rodu *Pinus* byly dále počítány děložní lístky, podle nichž bylo možné usuzovat na druhovou příslušnost k *P. rotundata* nebo *P. sylvestris*. Pro jednotlivé semenáče byl v kategoriích zaznamenán substrát ze kterého vyrůstají (*Sphagnum*, ostatní mechorosty bez rozlišení druhu a holý substrát).

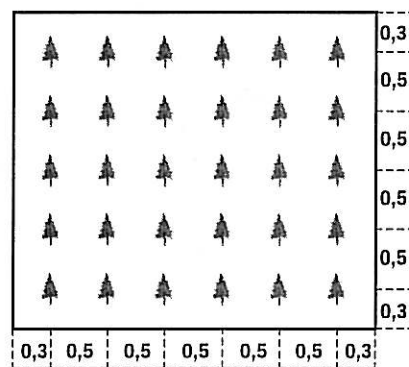
### 2.3 TERÉNNÍ VÝSADBOVÝ EXPERIMENT – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU

**Materiál:** Semena všech druhů i kříženců použitých v experimentu (*P. rotundata*, *P. sylvestris*, *P. x pseudopumilio* a *P. x digenea*) pro předpěstování semenáčů byla sbírána na různých lokalitách (Borkovická blata, Březina, Jezerní slať, Kyselovský les, Mrtvý luh, Multerberg, Široké blato) v období let 1998–2000. Dále jsou hodnoceny pouze druhy *P. rotundata* a *P. sylvestris*. Výběrové stromy byly taxonomicky zařazeny, polohově zaměřeny, označeny a byly určeny pro dlouhodobý sběr osiva k účelům dalšího experimentování.

**Klíčení a kultivace:** Semena obou druhů byla dva měsíce (březen–duben 2001) stratifikována v lednici při 4 °C mezi vrstvami vlhké buničité vaty. Po stratifikaci byla semena ponechána k naklíčení v laboratorních podmínkách (fotoperioda 16/8 h, teplota 20/20 °C světlo/tma, relativní vlhkost 100 %). Naklíčená semena byla vyseta jednotlivě do rašeliny v samostatných květináčích. Semenače byly pěstovány ve skleníku bez řízeného světelného, teplotního a vlhkostního režimu (teplota 20 ± 3 °C, relativní vlhkost cca 70 %) a poté před vysazením na dva měsíce přeneseny do venkovního prostředí.

**Metodika:** Limitující ekologické faktory (těžební zásahy a narušení vodního a světelného režimu) ovlivňující přežívání semenáčů byly za daných podmínek sledovány na lokalitě Soumarský Most – těžená i relativně nenarušená část, velmi vhodná kombinace pro srovnávací experimenty. Vybráno bylo osm pokusných ploch (3,1 x 2,8 m), čtyři v reliktním blatkovém porostu, čtyři ve vytěžené části, vždy v sušší a vlhčí variantě. Do každé plochy bylo vysazeno (listopad 2001) 30 semenáčů (14 *P. rotundata*, 10 *P. sylvestris*, 4 *P. x pseudopumilio*, 2 *P. x digenea*). Uspořádání pokusných ploch znázorňuje **obrázek 1**. V obdobích duben–říjen (2002–2005) byl každý měsíc zaznamenáván počet přeživších semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris*. V dubnu 2005 byl experiment ukončen.

Vlhkost byla pro jednotlivé plochy dokumentována měřeními výšky hladiny podzemní vody ve zhruba čtrnáctidenních až měsíčních intervalech v obdobích duben–říjen (2002–2005) v sondách vytvořených za pomoci zemního vrtáku. Expozice ozáření (vyjádřená procentem zastínění) byla měřena přímo v pokusných plochách, vždy u terminálního pupene semenáče a ve stejném čase na otevřeném prostranství za použití QRT1, Quantitherm light meter thermometer (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, UK).

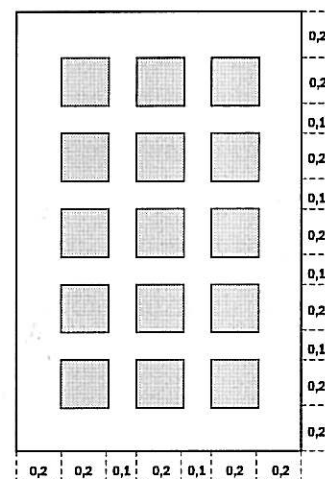


**Obr. 1.** Vzhled pokusných ploch. Čísla po stranách udávají rozměry jednotlivých částí v metrech.

## 2.4 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT I – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU

**Materiál:** Semena obou druhů borovic (*P. rotundata*, *P. sylvestris*) byla sbírána na různých lokalitách (Borkovická blata, Multerberg, Kyselovský les, Široké blato) převážně v roce 2003. Pro sběr osiva byly upřednostněny výběrové stromy, které již byly používány v předchozích experimentech. Ostatní jedinci byly opět taxonomicky zařazeni, polohově zaměřeni, označeni a jsou určeni pro dlouhodobý sběr osiva k účelům dalšího experimentování. Před použitím semen v experimentu byla ověřena jejich klíčivost v laboratorních podmínkách (fotoperioda 16/8 hod. a teplota 20/20 °C světlo/tma, relativní vlhkost 100 %). Průměrná procentuální klíčivost ( $\pm$  SEM) se statisticky průkazně nelišila mezi *P. rotundata* ( $63,0 \pm 3,97$  %) a *P. sylvestris* ( $60,8 \pm 6,38$  %) (Anova:  $F = 0,086$ ;  $p = 0,78$ ).

**Metodika:** Výsevový experiment byl zaměřený na sledování vlivu základních ekologických faktorů (narušení těžebními zásahy, vodního a světelného režimu) na přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* v podmínkách průmyslově těžného rašeliniště Soumarský Most. Na lokalitě bylo vybráno osm pokusných ploch (1 x 1,4 m), čtyři ve vytěžené části a čtyři v reliktním blatkovém porostu vždy v sušší a vlhčí variantě. Každá plocha byla rozdělena na patnáct dílčích plošek (20 x 20 cm) do kterých bylo vyseto (březen 2003) vždy 50 semen jednoho druhu. V každé pokusné ploše zůstalo zároveň pět plošek bez osetí jako kontrola sledování přirozeného zmlazení. Uspořádání pokusných ploch znázorňuje **obrázek 2**. V obdobích duben–říjen (2003–2004) byl v každé plošce vždy jednou za měsíc zaznamenáván počet vyklíčených a přeživších semenáčů. V dubnu 2005 byl experiment ukončen. Vlhkost byla pro jednotlivé plochy dokumentována měřením výšky hladiny podzemní vody při každé návštěvě lokality v sondách vytvořených za pomoci zemního vrtáku. Expozice ozáření (vyjádřená procentem zastínění) byla rovněž měřena při pravidelných návštěvách lokalit a to přímo v pokusných ploškách, vždy 10 cm nad úrovní povrchu a ve stejném čase na otevřeném prostranství pomocí QRT1, Quantitherm light meter thermometer (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, UK).



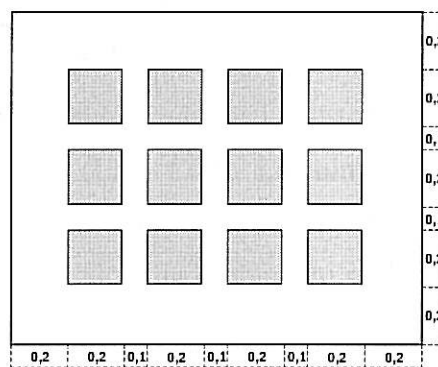
**Obr. 2.** Vzhled pokusných ploch. Pokusné plošky jsou zvýrazněny tmavší barvou. Čísla po stranách udávají rozměry jednotlivých částí v metrech.



## 2.5 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT II – VLIV LOKÁLNÍHO NARUŠENÍ

**Materiál:** Semena všech druhů použitých v experimentu (*P. rotundata*, *P. sylvestris*, *Picea abies*) pochází ze sběru v roce 2004 na různých lokalitách (Borkovická blata, Červené blato, Kyselovský les, Široké blato). Dále jsou hodnoceny pouze *P. rotundata* a *P. sylvestris*. Přednostně bylo osivo sbíráno ze stromů, které byly k tomuto účelu v předchozích letech vybrány a jejichž osivo již bylo v experimentech použito. Dodatečně vybrané výběrové stromy byly opět taxonomicky zařazeny, polohově zaměřeny, označeny a jsou určeny pro dlouhodobý sběr osiva k účelům dalšího experimentování. Před použitím semen v experimentu byla ověřena jejich klíčivost v laboratorních podmínkách (fotoperioda 16/8 hod. a teplota 20/20 °C světlo/tma, relativní vlhkost 100 %). Průměrná procentuální klíčivost ( $\pm$  SEM) se statisticky průkazně nelišila mezi *P. rotundata* ( $70,7 \pm 9,9$  %) a *P. sylvestris* ( $74,3 \pm 4,2$  %) (Anova:  $F = 0,12$ ;  $p = 0,75$ ).

**Metodika:** Základní podmínky přirozené obnovy (cyklické regenerace) nenarušených lokalit (narušení substrátu, vlhkostní a světelný režim) ovlivňující uchycení a přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* v rané fázi vývoje byly sledovány ve výsevovém experimentu. Na třech lokalitách (Červené blato, Soumarský Most, Nová Hůrka) bylo v r. 2004 vybráno celkem 36 pokusných ploch (1,5 x 1,2 m, 12 na každé lokalitě) umístěných v různých částech rašeliniště, které se dále odlišovaly typem experimentálního zásahu (stržená x nestržená svrchní vrstva akrotelmu). Jednotlivé pokusné plochy byly dále rozděleny na dílčí plošky (20 x 20 cm) do kterých bylo vyseto (duben 2004) vždy 50 semen od každého druhu (dále v analýzách zahrnuty pouze druhy *P. rotundata* a *P. sylvestris*). V každé pokusné ploše zůstaly zároveň tři plošky bez osetí jako kontrola sledování přirozeného zmlazení. Uspořádání pokusných ploch znázorňuje **obrázek 3**. V období duben–říjen (2004) byl pravidelně ve čtrnáctidenních intervalech a jednorázově v dubnu



**Obr. 3.** Vzhled pokusných ploch. Pokusné plošky jsou zvýrazněny tmavší barvou. Čísla po stranách udávají rozměry jednotlivých částí v metrech.

2005 zaznamenáván počet vyklíčených a přeživších semenáčů obou druhů. V dubnu 2005 byl experiment ukončen. Vlhkost byla pro jednotlivé plochy dokumentována měřením výšky hladiny podzemní vody při každé návštěvě lokality v sondách vytvořených za pomoci zemního vrtáku. Expozice ozářenosti (vyjádřená procentem zastínění) byla rovněž měřena při každé návštěvě lokalit přímo v pokusných ploškách, vždy 10 cm nad úrovní povrchu a ve stejném čase na otevřeném prostranství pomocí QRT1, Quantitherm light meter thermometer (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, UK).

## 2.6 FOTOSYNTETICKÁ MĚŘENÍ

**Materiál:** Pro měření světelných křivek fotosyntézy a odhad světelných kompenzačních bodů byly použity 3 měsíce staré semenáče (*P. rotundata*<sup>3</sup>, *P. sylvestris*<sup>3</sup>) a 14 měsíců staré semenáče obou druhů borovic (*P. rotundata*<sup>14</sup>, *P. sylvestris*<sup>14</sup>). Semena pro předpěstování semenáčů byla sbírána na různých lokalitách (Borkovická blata, Kyselovský les, Mrtvý luh, Multerberg, Široké blato) v roce 2003.

**Klíčení a kultivace:** Semena obou druhů byla dva měsíce (březen–duben 2003) stratifikována v lednici při 4 °C mezi vrstvami vlhké buničité vaty. Po stratifikaci byla semena ponechána k předklíčení při laboratorních podmínkách (fotoperioda 16/8 hod., teplota 20/20 °C světlo/tma, relativní vlhkost 100%). Naklíčená semena byla vyseta jednotlivě do rašeliny v samostatných květináčích. Oba druhy byly po celý čas růstu pěstovány ve skleníku bez regulované teploty, světelného a vlhkostního režimu (teplota 20 ± 3 °C, relativní vlhkost cca 70 %).

**Metodika:** Rychlost čisté fotosyntézy byla měřena za standardních podmínek v laboratoři u jednotlivých semenáčů na primárních a sekundárních jehlicích. Den před vlastním měřením byly semenáče přeneseny a umístěny do klimaboxu (25 °C, relativní vlhkost 70%) a po dobu pěti minut před vlastním měřením vystaveny ozáření 1000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>. Po dobu celého měření byla teplota v komůrce 20 °C, relativní vlhkost vzduchu 70 ± 2 % a koncentrace CO<sub>2</sub> přiváděného do systému z připojené tlakové lahve se pohybovala v rozmezí 368,06–371,78 ppm. Rychlost čisté fotosyntézy byla měřena na gradientu ozáření (hustoty toku fotonů) v rozsahu 0–2000 μmol/m<sup>2</sup>/s<sup>1</sup> na přístroji LI – 6400 (LI – COR, Lincoln, Neb.). Po měření byly jehlice na kterých bylo měření prováděno ostříhány a rozděleny na dvě poloviny. Jedna polovina byla vysušena (12 hod. při 105 °C) a sloužila k přepočtu rychlosti čisté fotosyntézy na jednotku hmotnosti sušiny. Druhá polovina bude použita ke stanovení množství pigmentů. Každé měření bylo provedeno na osmi semenáčích *P. rotundata* a osmi semenáčích *P. sylvestris*.

## 2.7 MĚŘENÍ VODNÍHO POTENCIÁLU

**Materiál:** Pro měření vodního potenciálu za účelem zjištění rezistence obou druhů k vysychání byly použity 3 měsíce staré semenáče (*P. rotundata*<sup>3</sup>, *P. sylvestris*<sup>3</sup>) a 14 měsíců staré semenáče obou druhů borovic (*P. rotundata*<sup>14</sup>, *P. sylvestris*<sup>14</sup>). Semena pro předpěstování semenáčů byla sbírána na různých lokalitách (Borkovická blata, Kyselovský les, Mrtvý luh, Multerberg, Široké blato) v roce 2003.

*Kultivace a klíčení:* Semena obou druhů byla dva měsíce (březen–duben 2003) stratifikována v lednici při 4 °C mezi vrstvami vlhké buničité vaty. Po stratifikaci byla semena ponechána k předklíčení při laboratorních podmínkách (fotoperioda 16/8 hod., teplota 20/20 °C světlo/tma, relativní vlhkost 100 %). Naklíčená semena byla vyseta jednotlivě do rašeliny v samostatných květináčích. Oba druhy byly po celý čas růstu pěstovány ve skleníku bez regulované teploty a světelného režimu (teplota 20 ± 3 °C, relativní vlhkost cca 70 %).

**Metodika:** Měření vodního potenciálu bylo prováděno za standardních podmínek v laboratoři na jednotlivých jehlicích. Den před započítím experimentu byly květináče se semenáči umístěny do klimaboxu (20 °C, relativní vlhkost 70 %) a po dobu 24 hod. ponořeny do vody. Pro zachycení minimálních hodnot vodního potenciálu byla jednotlivá měření prováděna vždy mezi 14–16 hodinou v jedno, dvou až pětidenních intervalech. Pro zachycení změny vodního potenciálu v průběhu vysychání byla kritická hodnota konečného měření jedince stanovena –3 MPa, která je uváděna jako hranice pro jehličnany středních zeměpisných šířek (Larcher 1988). K měření byla použita tlaková komora konstrukce podle Schoelander (PMS Instrument, Corvallis, Ore.). Každé měření bylo prováděno na 5 semenáčích *P. rotundata* a 5 semenáčích *P. sylvestris*.

### 3. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT

to patří do metodik

Vlastní zpracování dat bylo provedeno pomocí programů Microsoft EXCEL 2002 a STATISTICA v. 7.0.

Jednocestná ANOVA byla použita pro porovnání laboratorní klíčivosti mezi druhy.

Analýza přežívání (Kaplan-Meier model) byla použita pro vyhodnocení vlivu základních charakteristik (typ substrátu, narušení těžbou, lokální narušení) na přežívání semenáčů obou druhů jak v přirozených, tak v experimentálních populacích. V případě průkazných výsledků bylo provedeno následné porovnání užitím Gehan's generalized Wilcoxon test. Průměry přežívajících semenáčů (výsevové experimenty) v každé dílčí plošce byly použity jako censored response (průměr > 0) a completed response (průměr = 0).

Vliv dlouhodobých charakteristik prostředí, tj. podmínek stanoviště (pokles hladiny podzemní vody, zastínění) na přežívání semenáčů obou sledovaných druhů byl hodnocen v těžných × netěžných a stržených × nestržených pokusných plochách dílčími logistickými regresními analýzami.

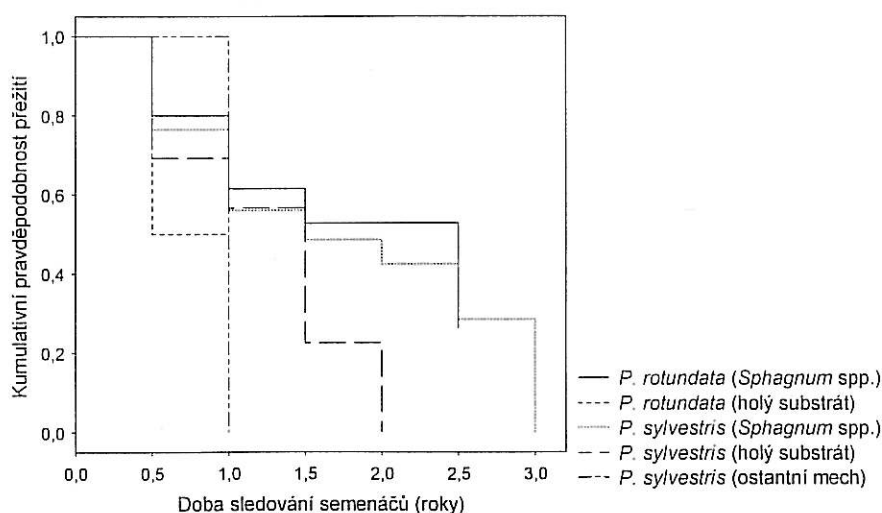
Naměřené hodnoty čisté fotosyntézy a vodního potenciálu byly analyzovány metodou ANOVA, model pro opakovaná pozorování. Uspořádání modelu bylo provedeno jako *split-plot* design, ve kterém oba druhy a věkové kategorie (*P. rotundata*<sup>3, 14</sup>, *P. sylvestris*<sup>3, 14</sup>) byly považovány jako *main plot* (between subject) faktor a ozářenost a dny od počátku vysychání substrátu jako *split plot* (within subject) faktor. Závislé proměnné byly *in situ* čistá fotosyntéza přepočtená na hmotnost sušiny ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ) a vodní potenciál (MPa).

## 4. VÝSLEDKY

### 4.1 PŘIROZENÁ OBNOVA – VLIV SUBSTRÁTŮ

Jednoznačně dominantním druhem mechorostu na všech třech lokalitách byl *Sphagnum* spp. (cca 70 %) formující v proměnlivém druhovém složení typickou povrchovou strukturu bultů a šlenků. Převážně v sušších místech se vyskytují další druhy mechorostů jako *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* a *Polytrichum strictum*, zhruba 20 % plochy. Kořenové vývraty a zlomy obvykle způsobené činností větru a vysychavá místa s hlouběji zaklesnutou hladinou podzemní vody vytváří na mnoha místech jednotlivě či v malých skupinkách podmínky pro heterogenitu porostu, zejména prosvětlením a narušením celistvého povrchu půdního pokryvu (cca 10 %). Z celkového počtu sledovaných semenáčů na všech lokalitách (74) byla podstatně hojnější *P. sylvestris* (70 %), avšak s celkově nižším průměrným přežíváním (18,8 %) v porovnání s *P. rotundata* (21,9 %). Celkový model analýzy přežívání neodhalil průkazný rozdíl v přežívání semenáčů obou sledovaných druhů mezi jednotlivými kategoriemi substrátů (obr. 4). Vzrůstající přítomnost druhů *Sphagnum* spp. však znamenala více přežívajících jedinců obou sledovaných druhů. Celkově zde bylo za sledované období přežívání vyšší u *P. rotundata* v porovnání s *P. sylvestris*. Rozdíly mezi druhy však byly neprůkazné. Obnažený povrch rašeliny, byl z hlediska přežívání v pořadí druhým nejpříznivějším substrátem. Celkově zde bylo přežívání vyšší u *P. sylvestris* v porovnání s *P. rotundata*. Rozdíly mezi druhy však byly rovněž neprůkazné. V rámci kategorie charakterizované dominancí ostatních mechorostů vyjma r. *Sphagnum* nebyl zaznamenán výskyt druhu *P. rotundata*. *P. sylvestris* zde byla nalezena pouze v nerepresentativním počtu. Jedinci nacházející se v této kategorii proto nebyli použiti

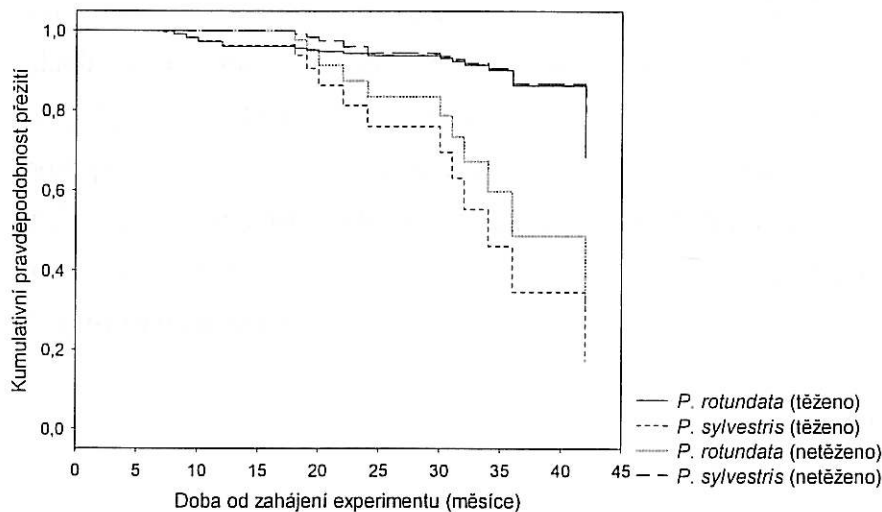
pro další statistické vyhodnocování.



Obr. 4. Kumulativní pravděpodobnost přežití semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* na různých substrátech v průběhu sledovaného období.

#### 4.2 TERÉNNÍ VÝSADBOVÝ EXPERIMENT – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU

Na základě dlouhodobého sledování vybraných charakteristik prostředí, kolísání hladiny podzemní vody a ozářenosti v pokusných plochách na lokalitě Soumarský Most byly průměrné hodnoty ( $\pm$  SD) hladiny podzemní vody  $-25 \pm 17,9$  cm v těžených a  $-49,2 \pm 38,7$  cm v netěžených částech. Dlouhodobý průměr zastínění ( $\pm$  SD) byl  $25,7 \pm 24,6$  % v těžených a  $34,9 \pm 10,9$  % v těžbou nezasažených částech. Celkový model analýzy přežívání (**obr. 5**) pak průkazně oddělil vytěžené části (Chi-square = 76,58;  $p < 0,0001$ ) jako nejvhodnější z hlediska dlouhodobého přežívání *P. rotundata* (65,5 % přeživších semenáčů) v porovnání k nejneprůzračnějším pro *P. sylvestris* (33,3 %). Rozdíly mezi oběma druhy byly průkazné ( $Z = 5,12$ ;  $p < 0,0001$ ). Přežívání semenáčů v nevytěžených částech ukázalo zcela opačný charakter. Semenáče *P. sylvestris* zde přežívají výrazně lépe (84,6%) v porovnání s *P. rotundata* (45,5 %). Rozdíly v přežívání mezi oběma druhy byly rovněž průkazné ( $Z = 5,46$ ;  $p < 0,0001$ ). Následné regresní analýzy vztahující se k marginálním efektům vlivu podmínek mikrostanoviště na přežívání semenáčů jsou shrnuty v **tabulce 1**. Odhalily negativní efekt (průkazně) poklesu hladiny podzemní vody a zastínění na přežívání semenáčů obou druhů borovic v netěžených částech rašeliniště. Naproti tomu však pozitivní efekt (průkazně) poklesu hladiny podzemní vody na přežívání obou druhů v částech těžených. Přežívání semenáčů *P. rotundata* pak bylo v porovnání s *P. sylvestris* pozitivněji ovlivněno poklesem hladiny podzemní vody v těžených i netěžených částech. Vzrůstající zastínění ovlivnilo přežívání *P. rotundata* v porovnání s *P. sylvestris* pozitivněji jak v netěžených, tak těžených částech rašeliniště. Celkově byl efekt vzrůstajícího zastínění v netěžených částech negativní u obou druhů v těžených pouze u *P. sylvestris* (průkazně).



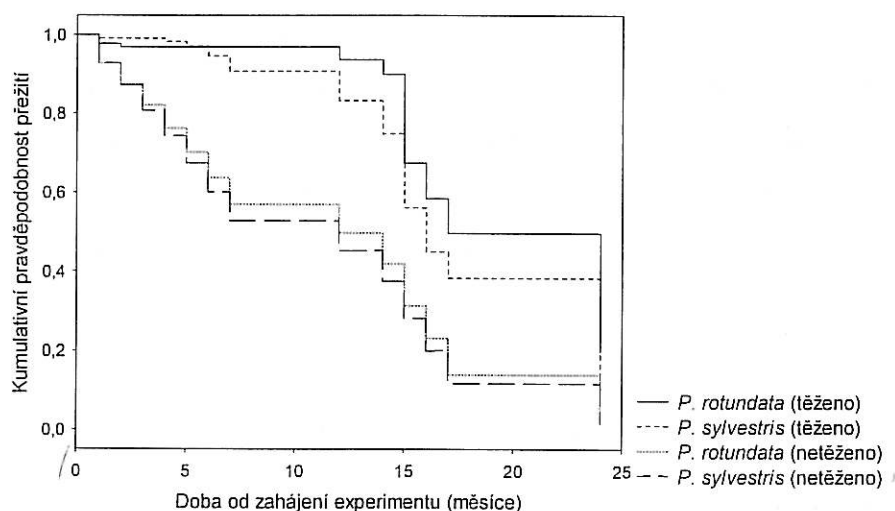
**Obr. 5.** Kumulační pravděpodobnost přežití výsadby semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* v těžených a netěžených částech rašeliniště v průběhu sledovaného období.

**Tab. 1.** Výsledky logistických regresí vysvětlujících marginální efekt vlivu poklesu hladiny podzemní vody a zastínění v těžených a netěžených částech rašeliniště na přežívání výsadby semenáčků *P. rotundata* a *P. sylvestris*. Prezentovány jsou hodnoty regresních koeficientů (a, b) a výsledek testové statistiky (p).

		Těženo			Netěženo		
		a	b	p	a	b	p
Pokles hladiny podzemní vody	<i>P. rotundata</i>	1,60	0,065	<0,0001	6,25	-0,062	<0,0001
	<i>P. sylvestris</i>	-0,065	0,050	<0,0001	8,21	-0,066	<0,0001
Zastínění	<i>P. rotundata</i>	2,78	0,0067	n.s.	10,78	-0,22	<0,0001
	<i>P. sylvestris</i>	1,37	-0,012	<0,01	12,62	-0,23	<0,0001

#### 4.3 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT I – VLIV NARUŠENÍ TĚŽBOU

Dlouhodobý průměr ( $\pm$  SD) hladiny podzemní vody byl  $-28,6 \pm 20,5$  cm v těžených a  $-42,6 \pm 32,5$  cm v netěžených plochách. Dlouhodobý průměr zastínění byl  $21,7 \pm 11,7$  % v těžených a  $51,2 \pm 22,3$  % v netěžených plochách. Poměr uchycených semenáčků z celkového počtu vyšetřovaných byl ve všech pokusných plochách velmi nízký. Nejvyšší procento bylo zaznamenáno u *P. rotundata* (0,8 %) a *P. sylvestris* (0,6 %) v těžených částech. V netěžených bylo celkové uchycení srovnatelné u obou druhů (0,2 %). Analýza přežívání byla průkazná pro rozdíly v přežívání mezi těženými a netěženými částmi rašeliniště (Chi-square = 91,48;  $p < 0,0001$ ) (**obr. 6**). Následné porovnání rozdílů mezi druhy bylo neprůkazné. Přirozená obnova v kontrolních ploškách byla rovněž zanedbatelná. Pouze jeden semenáček *P. sylvestris* byl zaznamenán v pokusných plochách netěžené části rašeliniště. Následné regresní analýzy vztahující se k marginálním efektům vlivu podmínek mikrostanoviště na přežívání semenáčků jsou shrnuty v **tabulce 2**. Zkoumané závislosti byly velmi slabé a neprůkazné. Přežívání semenáčků obou druhů však klesalo se zvyšujícím se poklesem hladiny podzemní vody v obou částech rašeliniště. Negativní efekt poklesu hladiny podzemní vody byl v průběhu experimentu nejvíce nápadný u *P. rotundata* v netěžených částech a poté postupně u *P. sylvestris*, *P. rotundata* ve vytěžených částech rašeliniště. Vyrůstající zastínění mělo celkově pozitivní vliv na přežívání obou druhů v těžených částech rašeliniště. Více u *P. sylvestris*. V netěžených částech byla *P. rotundata* zastíněním ovlivněna negativně, *P. sylvestris* pozitivně.



**Obr. 6.** Kumulativní pravděpodobnost přežití výsevů semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* v těžených a netěžených částech rašeliniště v průběhu sledovaného období.

**Tab. 2.** Výsledky logistických regresí vysvětlujících marginální efekt vlivu poklesu hladiny podzemní vody a zastínění v těžených a netěžených částech rašeliniště na přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* pocházejících z výsevů. Prezentovány jsou hodnoty regresních koeficientů (a, b) a výsledek testové statistiky (p).

		Těženo			Netěženo		
		a	b	p	a	b	p
Pokles hladiny podzemní vody	<i>P. rotundata</i>	1,32	-0,0018	n.s.	-0,37	-0,011	n.s.
	<i>P. sylvestris</i>	0,87	-0,0027	n.s.	-1,51	-0,0006	n.s.
Zastínění	<i>P. rotundata</i>	0,75	0,0394	n.s.	-0,71	-0,0038	n.s.
	<i>P. sylvestris</i>	-0,033	0,0633	n.s.	-1,75	0,0059	n.s.

#### 4.4 TERÉNNÍ VÝSEVOVÝ EXPERIMENT II – VLIV LOKÁLNÍHO NARUŠENÍ

Průměrná hodnota ( $\pm$  SD) hladiny podzemní vody byla  $-47,3 \pm 24,3$  cm ve stržených i nestržených plochách. Průměrné hodnoty zastínění byly  $78,5 \pm 18,8$  % ve stržených a  $81,3 \pm 14,4$  % v nestržených plochách. Celkové uchycení semenáčů obou druhů bylo opět velmi nízké. Na konci experimentu bylo nejvyšší u *P. rotundata* (0,56 %) a *P. sylvestris* (0,44 %) ve stržených plochách v porovnání s *P. rotundata* (0,30 %) a *P. sylvestris* (0,41 %) v plochách nestržených. Rovněž přirozená obnova sledovaná v referenčních plochách byla velmi nízká. Nalezeny byly pouze 4 semenáče *Picea abies* ve stržených, sušších pokusných plochách. Celkový model analýzy přežívání neodhalil průkazný rozdíl v přežívání mezi narušenými a nenarušenými plochami (Chi-square = 4,28; p = 0,23), následně pak ani mezi druhy v rámci těchto ploch. Následné regresní analýzy vztahující se k marginálním efektům vlivu podmínek mikrostanoviště na přežívání semenáčů jsou shrnuty v **tabulce 3**. Výsledky celkově odhalily pouze výraznější vliv podmínek stanoviště na přežívání semenáčů ve stržených plochách. Regrese zde byly průkazné. Pokles hladiny podzemní vody



a vzrůstající zastínění zde mají pozitivní vliv na přežívání semenáčů obou druhů, v obou případech méně výrazný u *P. rotundata*. V nestržených plochách byly závislosti velmi slabé, neprůkazné. Přežívání *P. rotundata* se zde zvyšuje s poklesem hladiny podzemní vody a vzrůstajícím zastíněním. U druhu *P. sylvestris* je tomu naopak. Přežívání se s poklesem hladiny podzemní vody a vzrůstajícím zastíněním snižuje.

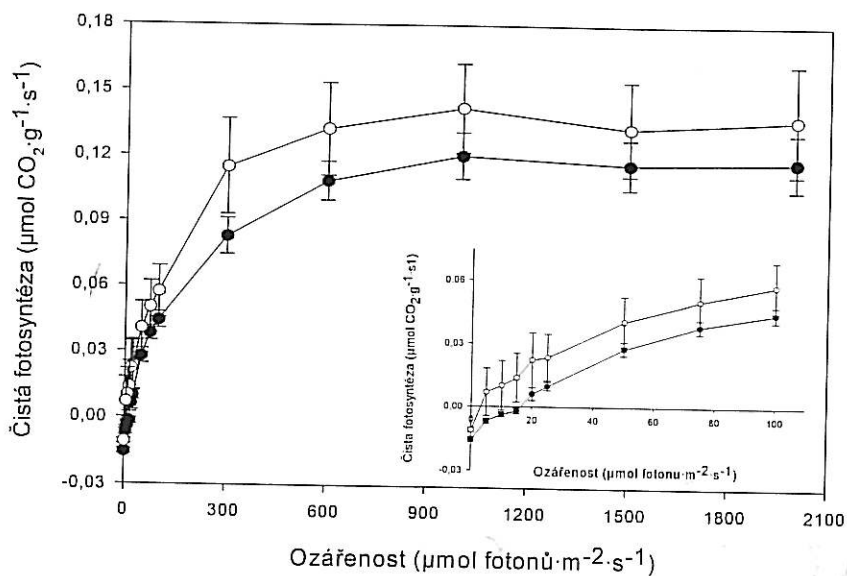
**Tab. 3.** Výsledky logistických regresí vysvětlujících marginální efekt vlivu poklesu hladiny podzemní vody a zastínění ve stržených a nestržených plochách na přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* pocházejících z výsevů. Prezentovány jsou hodnoty regresních koeficientů (a, b) a výsledek testové statistiky (p).

		Strženo			Nestrženo		
		a	b	p	a	b	p
Pokles hladiny podzemní vody	<i>P. rotundata</i>	-1,72	0,0193	<0,001	-0,78	0,0041	n.s.
	<i>P. sylvestris</i>	-1,83	0,0203	<0,0001	-0,59	-0,0012	n.s.
Zastínění	<i>P. rotundata</i>	-7,98	0,089	<0,0001	-1,64	0,0132	n.s.
	<i>P. sylvestris</i>	-9,99	0,112	<0,0001	-0,58	-0,0008	n.s.

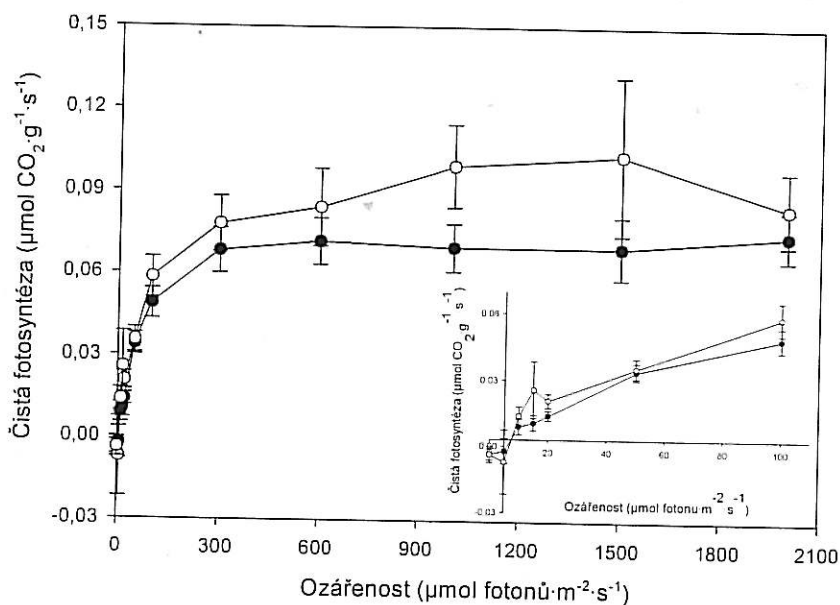
#### 4.5 FOTOSYNTETICKÁ MĚŘENÍ

Porovnání světelných fotosyntetických křivek *P. rotundata*<sup>3</sup>, *P. sylvestris*<sup>3</sup> (obr. 7) a *P. rotundata*<sup>14</sup>, *P. sylvestris*<sup>14</sup> (obr. 8) prokázalo vyšší celkovou fotosyntézu u mladších semenáčů obou druhů (p<0,0001). Následně pak průkazný vliv ozáření na rychlost čisté fotosyntézy mezi *P. rotundata*<sup>14</sup> a *P. sylvestris*<sup>14</sup> (p<0,05). Celkově podél zvyšujícího se gradientu ozáření dosahovala *P. sylvestris*<sup>3</sup> nejvyšších hodnot čisté fotosyntézy, následována *P. rotundata*<sup>3</sup> a dále *P. sylvestris*<sup>14</sup> a *P. rotundata*<sup>14</sup>, která dosahovala hodnot nejnižších. Čistá fotosyntéza obou druhů přepočtená na jednotku sušiny stoupala úměrně se zvyšováním intenzity ozáření, kdy při 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  *P. rotundata*<sup>14</sup> jako první dosáhla saturace 0,072  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ . Hodnoty světlem saturevané čisté fotosyntézy postupně naměřené pro *P. sylvestris*<sup>14</sup>, *P. rotundata*<sup>3</sup> a *P. sylvestris*<sup>3</sup> byly pak 0,103, 0,121 a 0,142  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$  při 1500 a 1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Při ozáření limitujících příjem CO<sub>2</sub> byly opět naměřeny nejvyšší hodnoty rychlosti čisté fotosyntézy pro semenáče *P. sylvestris*<sup>3</sup>. Přibližné určení světelného kompenzačního bodu zhruba odpovídalo ozářením 3, 16  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  pro *P. sylvestris*<sup>3</sup>, *P. rotundata*<sup>3</sup> a 6, 7  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  pro *P. rotundata*<sup>14</sup>, *P. sylvestris*<sup>14</sup>. Měření provedena za hranicí saturace rychlosti čisté fotosyntézy korespondují s výsledky zjištěnými při předchozích měřeních. *P. sylvestris* zde v obou věkových kategoriích dosahuje stále vyšších (vyšší u *P. sylvestris*<sup>3</sup>) hodnot rychlosti čisté fotosyntézy oproti *P. rotundata*. Poměrně nezřetelně se však projevuje působení fotoinhibice nadměrnou ozáření s výjimkou *P. sylvestris*<sup>14</sup>. V případě, že tyto semenáče

byly vystaveny ozářenostem vyšším než  $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  došlo k patrné redukci výměny  $\text{CO}_2$  přibližně o 18 % v porovnání s průměrem pro ostatní kategorie (1,5 %).



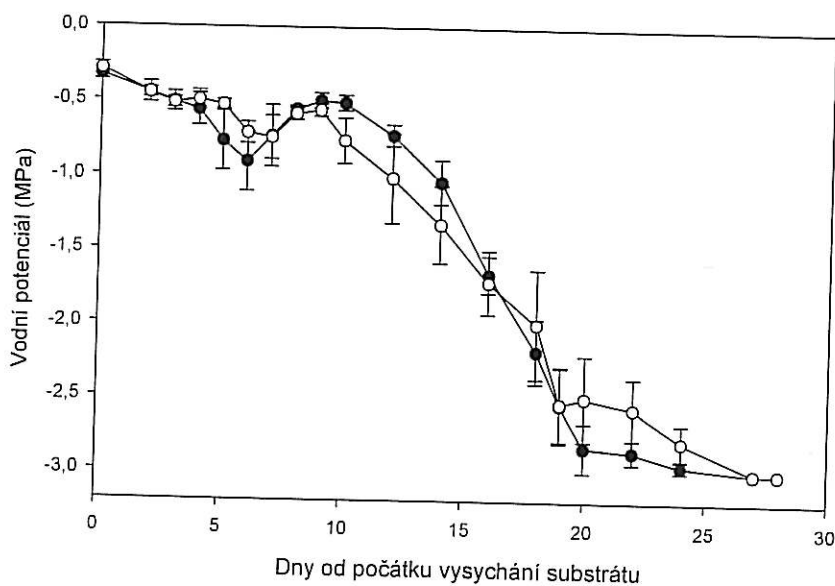
Obr. 7. Křivky znázorňující závislost rychlosti čisté fotosyntézy na ozářenosti pro *P. rotundata*<sup>3</sup> (●) a *P. sylvestris*<sup>3</sup> (○), n = 8 spolu s ± SEM.



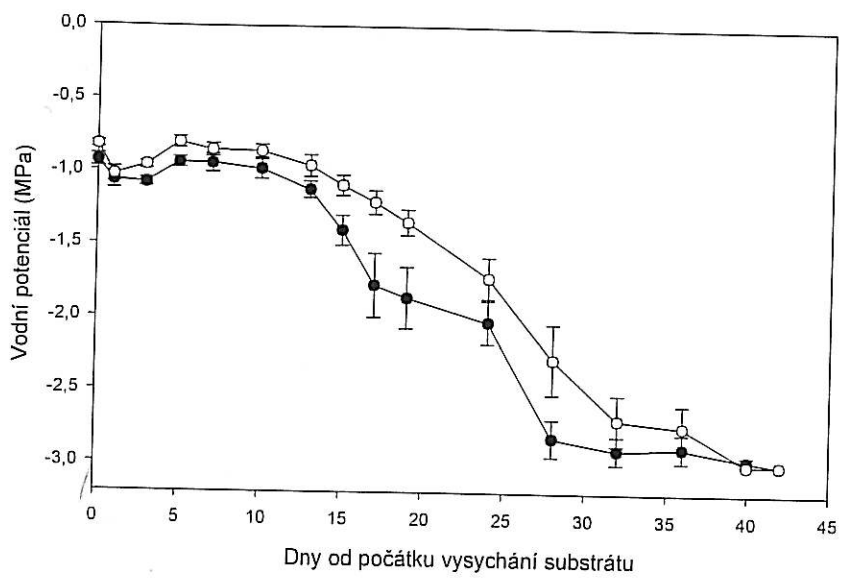
Obr. 8. Křivky znázorňující závislost rychlosti čisté fotosyntézy na ozářenosti pro *P. rotundata*<sup>14</sup> (●) a *P. sylvestris*<sup>14</sup> (○), n = 8 spolu s ± SEM.

#### 4.6 MĚŘENÍ VODNÍHO POTENCIÁLU

Měření vodního potenciálu v průběhu minimálních hodnot během dne u obou věkových kategorií semenáčů *P. sylvestris* a *P. rotundata* ukázalo na rozdíly v odolnosti vůči vysychání substrátu mezi staršími a mladšími semenáči obou druhů ( $p < 0,0001$ ). Starší semenáče udržují celkově vyšší (méně záporný) vodní potenciál a jeho mezních hodnot dosahují za delší dobu. *P. rotundata*<sup>14</sup> udržuje celkově nižší vodní potenciál v porovnání s *P. sylvestris*<sup>14</sup> ( $p < 0,05$ ) (obr. 9). Výsledky zaznamenané pro mladší semenáče byly neprůkazné a vysoce variabilní (obr. 10), nicméně také zde byl patrný určitý trend ve vyšší rezistenci *P. sylvestris*<sup>3</sup> k vysychání substrátu. Průměrné naměřené hodnoty vodního potenciálu se na počátku experimentu (zhruba v prvních pěti dnech) pohybovaly blízce k -0,8 MPa u *P. sylvestris*<sup>14</sup> a -1,08 MPa u *P. rotundata*<sup>14</sup> a okolo -0,5 MPa u *P. sylvestris*<sup>3</sup> a -0,8 MPa u *P. rotundata*<sup>3</sup>. Zřetelný nedostatek v zásobení vodou se začal projevovat po 11 dnech (mladší semenáče) a 15 dnech (starší semenáče) od počátku vysychání substrátu, kdy postupně došlo k výraznému poklesu vodního potenciálu přibližně o 7 % respektive 8 % u *P. rotundata*<sup>3</sup> a *P. sylvestris*<sup>3</sup> a 4 % respektive 12,5 % u *P. sylvestris*<sup>14</sup> a *P. rotundata*<sup>14</sup>. Pokračující vysychání následně znamenalo další výraznější a rychlejší pokles vodního potenciálu pro obě věkové kategorie *P. rotundata*. Měření byla přerušena a ukončena v průběhu konečné fáze vysychání substrátu tehdy, pokud naměřené hodnoty vodního potenciálu ve dvou po sobě následujících měřeních překročily hranici -3 MPa. K tomu došlo po 27 dnech bez zavlažování nejdříve u *P. rotundata*<sup>3</sup> následované *P. sylvestris*<sup>3</sup> a po 40 dnech bez zavlažování nejdříve u *P. rotundata*<sup>14</sup> následované *P. sylvestris*<sup>14</sup>.



Obr. 9. Změna vodního potenciálu *P. rotundata*<sup>3</sup> (●) a *P. sylvestris*<sup>3</sup> (○),  $n = 5$  spolu s  $\pm$  SEM v průběhu 28 dnů bez zavlažování.



Obr. 10. Změna vodního potenciálu *P. rotundata*<sup>14</sup> (●) a *P. sylvestris*<sup>14</sup> (○), n = 5 spolu s ± SEM v průběhu 42 dnů bez zavlažování.

## 5. DISKUSE

### 5.1 TERÉNNÍ EXPERIMETY

Přežívání semenáčů je rozhodující proces ovlivňující uchycení dřevin a následně charakter lesního společenstva na rašeliništích (Gunnarsson & Rydin 1998). Je velmi pravděpodobné, že oba studované druhy mohou za příznivých podmínek dosahovat mnohem vyšší schopnosti přežívání než bylo dosaženo v terénních podmínkách na vybraných lokalitách. Bez ohledu na geografickou polohu lokalit jsou výsledky přežívání semenáčů v souladu s dřívějšími studii zahrnujícími experimenty s přežíváním semenáčů jehličnanů v limitujících podmínkách rašelinišť a jehličnatých lesů boreální zóny (Ohlson & Zackrisson 1992, Hörnberg et al. 1997, Jonsson 1999). Přežívání a konečné uchycení semenáčů bylo celkově velmi nízké a to zvláště v případě semenáčů pocházejících z výsevů. Tento fakt byl pravděpodobně způsoben různými stanovištními požadavky mladých semenáčů pro úspěšné uchycení, přežívání a růst, které se mění postupně s jejich věkem, což také zmiňuje např. Schmid et al. (1995) pro *P. rotundata* a konkurující druhy. Donovan & Ehleringer (1991) např. ukázali, že mladé semenáče jsou celkově mnohem citlivější k podmínkám prostředí, protože metabolická aktivita a mechanismy snižující stresové působení faktorů prostředí u nich nejsou zatím plně rozvinuty. Výsadba tyto stresové faktory do jisté míry eliminuje.

Nepříznivé podmínky typické pro rašeliniště, nestabilita substrátu (obnažená rašelina), střídavé vysychání a zaplavování a limitující světelné podmínky pro fotosyntézu, jsou pravděpodobně hlavními faktory způsobujícími vysokou mortalitu studovaných druhů. Další negativní faktory podílející se na vysoké mortalitě mohou být preference herbivorů k predaci mladších semenáčů. Predace semenáčů byla velmi vysoká (data neprezentována) v přirozených podmínkách a snižovala se se vzrůstajícím narušením substrátu směrem ke strženým a těženým plochám. Byla s nejvyšší pravděpodobností způsobena různými bezobratlými a u starších semenáčů částečně vysokou zvěří, jak rovněž zmiňují např. Peterson et al. (1990) a Nystrand & Granstorm (2000). Také alelopatická inhibice většiny rašeliništních druhů a možnost kolonizace mykorhizních hub může výrazně ovlivnit klíčivost a růst semenáčů jak zmiňují např. Hytönen (1992) a Thormann et al. (1999).

Výška hladiny podzemní vody je důležitý limitující faktor ovlivňující rozvoj rostlinných společenstev na rašeliništích. Její vliv byl demonstrován pro mnoho druhů dřevin, které se na rašeliništích běžně vyskytují (Lieffers & Rothwell 1987, Salonen 1994, Laine et al. 1995, Gunnarsson & Rydin 1998). V této práci ukazují, že kolísání hladiny podzemní vody má jako významný stresový faktor také poměrně dramatický efekt. Negativní vliv poklesu hladiny podzemní vody z hlediska její dostupnosti byl nižší pro semenáče z výsadby

sejeli  
na  
rašeliništích

v porovnání se semenáči pocházejícími z výsevu a můžeme tedy usuzovat, že se snižoval se stářím semenáčů. Vliv poklesu hladiny podzemní vody na přežívání semenáčů byl celkově negativní v nenarušených a pozitivní v narušených podmínkách. Přežívání *P. rotundata* pak bylo v přirozených podmínkách ovlivněno poklesem hladiny podzemní vody pozitivněji (vyjma výsevů), stejně tak u výsadeb v netěžených částech rašeliniště. Po narušení přirozených podmínek těžebními zásahy budou starší semenáče *P. rotundata* pravděpodobně vykazovat lepší charakteristiky v přežívání vzhledem ke zhoršenému vodnímu režimu na stanovišti (ve smyslu naměřených hodnot) v porovnání s *P. sylvestris*. U mladších semenáčů by měla být situace opačná. Pokles hladiny podzemní vody se na přežívání projeví negativně v obou případech, tj. narušení i nenarušení těžbou. A to zejména proto, že kořenový systém mladých semenáčů je zcela vázán na nejsvrchnější půdní horizont, kde se kolísání vlhkosti projevuje nejvíce. Dojde-li však k narušení přirozeného vodního režimu na jinak nenarušené lokalitě, mladší semenáče *P. rotundata* budou pravděpodobně zvýšenou mortalitou znevýhodněny. U starších jedinců se další rozdíl vlivu kolísání hladiny podzemní vody na přežívání obou druhů zřejmě projeví až na úrovni geneticky dané architektury kořenového systému. *P. sylvestris* s hlubokým křivým systémem oproti mělkému a plochému u *P. rotundata* by měla být úspěšnější na sušších místech s hlouběji zklusnutou hladinou podzemní vody nebo naopak svou zvýšenou mortalitou v důsledku vysoké hladiny podzemní vody postupně znevýhodňována a potlačována.

Mnoho studií zdůrazňuje pozitivní efekt vysoké hladiny podzemní vody na regeneraci původních rostlinných společenstev na vytěžených rašeliništích (Laine et al. 1995, Sliva et al. 1997, Lavoie et al. 2003), zvláště pak v souvislosti s vysycháním rašeliny v letních měsících a stabilizací substrátu raně sukcesní vegetací (uchycení rašelínků). Takovéto a řada podobných studií však tento efekt zvažuje poměrně izolovaně, jako významný faktor přirozeného vývoje vegetace jak v narušených, tak i v nenarušených podmínkách. Vegetace v narušených podmínkách může být vysokou hladinou podzemní vody ovlivněna také velmi negativně, např. zaplavením, anaerobními podmínkami, opakovaným poškozováním mrazem (např. vytahování semenáčů), a to zvláště během zimních měsíců (Price 1997, Groeneveld & Rochefort 2002, Chantal et al. 2003). Hännell (1988), Gunnarsson & Rydin (1998) a Sarkkola et al. (2004) zmiňují tento efekt jako velmi úzce spjatý s negativními důsledky na přirozenou obnovu dřevin na rašeliništích. To mohlo rovněž ovlivnit přežívání obou studovaných druhů, neboť veškeré experimenty byly provedeny v průběhu jedné a více vegetačních sezón, kdy byly semenáče přirozeně vystaveny zimním podmínkám. Nižší hladina podzemní vody také zlepšuje provzdušnění svrchní vrstvy rašeliny, vzrůstá teplota a dostupnost živin, což zjednodušuje klíčení, přežívání a růst dřevin na rašeliništích (Lees 1972, Laine et al. 1995). Můžeme také zvažovat, že zaklesnutí hladiny podzemní vody nemuselo být v těžených

částech natolik vysoké, aby se projevíly rozdíly v rezistenci k vysychání substrátu mezi oběma druhy. Spíše docházelo k příležitostnému zaplavování pokusných ploch. Pak se mohly projevit rovněž některé pozitivní vlastnosti rašeliny související s jejím částečným odvodněním a také toto mohlo mít vliv na vyšší úspěšnost přežívání *P. rotundata* v těžených částech rašeliniště.

V otázce vlivu ozářenosti na přežívání semenáčů se řada studií věnuje spíše tématu “gap regeneration”, zejména efektivní velikosti “gapu” k úspěšnému zmlazení u dominantních dřevin boreální zóny. Téměř však chybí práce zaměřené na přímé vztahy mezi přežíváním semenáčů dřevin a světelnými podmínkami v různých prostředích rašelinišť. V této studii byly nalezeny určité rozdíly v přežívání semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* ve vztahu k rozdílným světelným podmínkám a částečně potvrzují závěry Schmid et al. (1995), kteří uvádějí, že dostatek světla je důležitý faktor pro úspěšné uchycení semenáčů *P. rotundata* v přirozených podmínkách. Celkově bylo přežívání semenáčů obou druhů pozitivně ovlivněno zastíněním okolní vegetací v těžených plochách (vyjma výsadeb *P. sylvestris*), avšak většinou negativně v přirozených podmínkách (vyjma výsevů *P. sylvestris*). Porovnáním druhů byl pak zjištěn negativnější vliv zastínění na přežívání výsevů *P. rotundata* v těžených i netěžených částech. U výsadeb tomu bylo právě naopak. Negativněji byla ovlivněna v obou případech *P. sylvestris*. Pukkala et al. (1993) a Pacala et al. (1994) uvádí obecně pozitivní vztah mezi přežíváním semenáčů dřevin a ozářeností, ale současně zdůrazňují jako mnohem důležitější faktor prostředí, dostatečné zásobení vodou a živinami. Na základě výsledků z této práce nemůžeme přímo souhlasit s takovýmto zjištěním. V podmínkách vytěženého rašeliniště má nadměrné ozáření za následek zvyšování teploty, evaporace, vysychání substrátu a významně tak může ovlivňovat klíčení, přežívání a uchycení semenáčů (Price 1997, Price et al. 1998). To se projevilo zejména u mladších semenáčů, které jsou k takovýmto změnám citlivější. Na druhou stranu, ozáření je celkově limitujícím faktorem pod hustě zapojeným podrostem některých částí nenarušených rašelinišť (Messier et al. 1999). Tento efekt byl zejména nápadný u starších semenáčů obou druhů. V těžených částech pak starší semenáče u celkově světlomilnější *P. sylvestris*, pokud nejsou jinak limitovány, budou pravděpodobně úspěšnější na otevřenějších místech. Z výsledků tedy vyplývá, že přežívání a uchycení mladých semenáčů *P. rotundata* je v nenarušených podmínkách více závislé na dostupnosti záření v porovnání s druhem *P. sylvestris*. To tedy naznačuje, že *P. rotundata* potřebuje k úspěšnému zmlazování v přirozeném prostředí určité narušení světelných podmínek ve smyslu vyšší ozářenosti, za předpokladu zachování nenarušených vlhkostních podmínek.

Přežívání a uchycení semenáčů dřevin na rašeliništích bylo v minulosti studováno především v souvislosti s heterogenitou substrátu, výskytem různých druhů mechorostů jako

různě vhodným mikrostanovištěm pro semenáče různých druhů dřevin. Za tímto účelem bylo prováděno dlouhodobé sledování přirozené obnovy, přežívání semenáčů obou druhů borovic na vybraných klíčových substrátech. Toto sledování však nepřineslo průkazné výsledky. Kategorie ostatních mechorostů byla pro semenáče obou druhů zvláště nehostinným prostředím. Zejména z hlediska klíčení a krátkodobého přežívání. Stejné závěry publikovali např. Ohlson & Zackrisson (1992), Hilaire & Leopold (1995), Steijlen et al. (1995), Zackrisson et al. (1997). Vysoká mortalita je zde způsobena převážně nepříznivými vlhkostními poměry a zpravidla nestabilitou rozvolněného zápoje mechových rostlinek jako substrátu, které tak neposkytují těsný kontakt semene či semenáče se substrátem a tím možného využití kritického zdroje – vody. Přežívání v ostatních kategoriích substrátu, zejména v přítomnosti rašeliníku *Sphagnum* spp. bylo příhodnější. *P. rotundata* zde z krátkodobějšího hlediska přežívá lépe než *P. sylvestris*. Pozitivní vliv rašeliníku jako substrátu na úspěšnější klíčení a krátkodobé přežívání semenáčů dřevin byl již dokumentován v několika pracích (např. Ohlson & Zackrisson 1992, Gunnarsson & Rydin 1998), převážně v souvislosti s hustým zapojením mechových rostlinek vytvářejících příznivé vlhkostními podmínky. Naproti tomu je však zmiňována alelopatická inhibice klíčení a ranného růstu a predace semenáčů (viz výše). Z dlouhodobého hlediska pak bude přežívání semenáčů v konkurenci rašeliníku silně ovlivněno jejich růstovými charakteristikami. Semenáčky dřevin jsou totiž velmi rychle přerůstány a udušeny rychleji rostoucím rašeliníkem (Ohlson et al. 2001). Přežívání na obnaženém povrchu bylo u obou druhů nižší (zejména u *P. rotundata*) než v předešlém případě a je možné jej posuzovat ze dvou hledisek vzhledem k charakteru tohoto substrátu. Suchá a vysychavá místa s množstvím opadu na kterých se neudrží typická rašeliništní vegetace (v častějších případech) a převlhčená, mnohdy zaplavená místa pod úrovní povrchu, často vzniklá úplnými nebo částečnými vývraty jednoho či více stromů. Tím dochází buďto k nadzvednutí (zpravidla také vznik vysychavých míst) nebo úplnému přerušení celistvého půdního pokryvu. Přežívání semenáčů v prvním případě bude zřejmě v těsné souvislosti s efektivitou dosáhnout a využít kritického zdroje, v tomto případě vody. *P. rotundata* se svým nižším přežíváním se zde pravděpodobně vyskytuje v suboptimálních podmínkách. Naopak *P. sylvestris* bude na vysychavější místa pravděpodobně přirozeněji expandovat. Opačný vlhkostní extrém byl zkoumán experimentem vlivu lokálního narušení.

U experimentálně zkoumaného efektu lokálního narušení, jak jej popisuje např. Rybníček et al. (1984) a Rektoris et al. (1997) v přirozených podmínkách, nebyl zjištěn celkově výrazný vliv, ačkoliv jeho význam z hlediska zmlazení dřevin, druhové kompozice a struktury lesního porostu je v mnoha pracích zdůrazňován (Kuuluvainen 1994, Hörnberg et al. 1998, Engelmark & Hyteborn 1999). Jistá odlišnost však byla nalezena v podmínkách mikrostanoviště, které vykazují výraznější vliv na přežívání semenáčů obou druhů



ve stržených plochách. Celkově lze říci, že *P. rotundata* přežívá lépe ve stržených plochách, kde je odstraněn negativní vliv okolní vegetace a substrátu, jenž je z hlediska přežívání semenáčů považován za velmi důležitý (Engelmark & Hytteborn 1999). Hautala et al. (2001) našel nepřímý efekt odstranění podrostu v uvolnění nedostupných zdrojů jako světla, živin a v neposlední řadě také redukce konkurenčního stresu na semenáče dřevin na rašeliništích. Úplné kořenové vývraty však narušením svrchního půdního horizontu často zasahují až do trvalé úrovně hladiny podzemní vody a tak dochází k poměrně častému zaplavování. Přibližně stejného efektu bylo dosaženo experimentálním zásahem. Kořenový val je naopak od vlivu podzemní vody téměř zcela odříznut. Obnažená rašelina je zde pak náchylná k vysychání. Tyto dva jevy jsou obecně považovány za jedny z hlavních faktorů negativně ovlivňujících přežívání semenáčů (Gunnarsson & Rydin 1998). Semenáče pak pravděpodobně nalézají optimální podmínky zejména při okrajích těchto nerovností. To bylo částečně potvrzeno celkově pozitivními závislostmi přežívání obou druhů na poklesu hladiny podzemní vody a vzrůstajícím zastínění, které bylo větší při okrajích pokusných ploch. V obou případech byla pozitivněji ovlivněna *P. sylvestris*. Pravděpodobně tak po lokálním narušení porostu nalézá vhodnější podmínky na sušších místech, které však mohou někdy být více zastíněná. U druhu *P. rotundata* bychom pak mohly opět sledovat tendence k preferenci světlejších, vlhčích podmínek prostředí. V nenarušených podmínkách byl vztah přežívání obou druhů k podmínkám prostředí, které se od těch ve stržených plochách výrazně nelišily, velice malý a o to více kontroverznější. Přežívání semenáčů zde mohlo být tedy ovlivněno spíše charakterem substrátu, predací, alelopatickou inhibicí apod. (viz výše). Nejpravděpodobněji se lze domnívat, že zhoršené vlhkostní podmínky pozitivně ovlivňující přežívání *P. rotundata* jsou nepříznivé pro růst a tím také konkurenceschopnost rašeliníků popř. pro selektivní predaci semenáčů *P. rotundata* ve vlhčích místech. Vzrůstající zastínění, jenž mělo v nenarušených podmínkách největší vliv na krátkodobé přežívání, pozitivní u *P. rotundata*, může naopak bránit nadměrné evapotranspiraci a tudíž nepříznivým vlhkostním podmínkám.

*P. rotundata* vykazuje celkově nižší konkurenční schopnosti a charakteristiky přežívání v porovnání s konkurenty v narušených podmínkách (Schmid et al. 1995). Výsledky této práce ukazují, že přežívání *P. rotundata* není výrazně citlivé k narušení původních podmínek stanoviště v průběhu jeho potěžební regenerace. *P. rotundata* zde má celkově vyšší pravděpodobnost přežívání v obou věkových kategoriích a její přežívání je obecně méně závislé na nepříznivých podmínkách, jenž jsou tradičně považovány za klíčové. Podobně je tomu také v nenarušených podmínkách, především u mladších semenáčů, které jsou však k podmínkám prostředí více citlivé. *P. sylvestris* (druh předpokládaný za silnějšího konkurenta) pak prospívá více v přirozených podmínkách nenarušeného rašeliniště, zejména

u výsadeb. Příčiny tohoto výsledného uspořádání mohou být ve svém důsledku způsobeny několika zásadními faktory (i) výraznými rozdíly v přirozených podmínkách jednotlivých mikrostanovišť na rašeliništích (Malmer 1986) (ii) charakteristikami (ekologickými, fyziologickými) obou studovaných druhů vzhledem k daným podmínkám prostředí. Na základě prvního tvrzení mohly být podmínky mikrostanoviště ve zvolených plochách nedostatečně limitující pro výskyt sledovaných druhů. Malmer (1986) a Salonen (1994) v této souvislosti zmiňují velké rozdíly, které se mohou vyskytovat při porovnávání stanovištních podmínek na rašeliništích. To bylo rovněž částečně potvrzeno také v této práci na základě dlouhodobých experimentů a měření charakteristik prostředí. Nalezeny byly poměrně nízké rozdíly v přežívání semenáčů v závislosti na podmínkách stanoviště, které však byly před započítáním experimentů zvoleny jako dostatečně extrémní protiklady. Na druhou stranu máme takto jedinečnou možnost sledování a predikce přežívání obou druhů jak v limitujících podmínkách prostředí tak v podmínkách nelimitujících, tzn. vzájemného překryvu nik obou druhů. Na základě druhého tvrzení, charakteristiky, obou druhů závisí na podmínkách, ve kterých se přirozeně vyskytují, jsou jim přizpůsobené a tím mohou udávat rozdíly v přežívání semenáčů v určitém prostředí. Tímto se rovněž očekávalo, že rozdíly mezi druhy závisí také na původu genetického materiálu, semen (Ohlson 1999). Toto však může být zdrojem široké vnitrodruhové variability způsobené různorodostí v původu semen, která byla vyhodnocením výsledků zjištěna a může vést k získání ne zcela jednoznačných rozdílů. Na druhou stranu, různorodý zdroj genetického materiálu (ve smyslu Ohlson 1999) poskytuje výhodnější možnost zobecnění závěrů o ekologii obou studovaných druhů.

S ohledem na výše zmíněné skutečnosti však můžeme konstatovat, že *P. rotundata* ukazuje více typickou charakteristiku r-strategie (MacArthur & Wilson 1967) v podmínkách vytěženého rašeliniště, kde má celkově vyšší pravděpodobnost přežívání a zároveň celkově vyšší procento uchycení ve zkoumaných vlhkostních a světelných podmínkách. Naproti tomu v živinami chudých podmínkách výrazného zamokření (typických pro nenarušená rašeliniště) ukazuje spíše charakteristiku K-strategie (přežívání více citlivé ke změnám podmínek prostředí, postupně by však měla vytvářet dominantu ve stromovém patře). Podle C-S-R strategií (Grime 1974), *P. rotundata* ukazuje tedy obojí R-strategii v prvním případě (narušené podmínky) a S-strategii v druhém případě (přirozené podmínky nenarušeného rašeliniště). Podobná zjištění publikoval také např. Freléchoux et al. (2003).

## 5.2 FYZIOLOGICKÁ MĚŘENÍ

Základní znalosti přežívání semenáčů vzhledem k efektu vysychání substrátu a zastínění mohou být velmi důležité z hlediska predikce úspěšnosti semenáče v určitém mikrostanovišti na rašeliništích.

Vyhodnocením výsledků základních fyziologických charakteristik byly odhaleny na věku závislé rozdíly ve fotosyntetické aktivitě a vodním potenciálu semenáčů obou druhů. Starší semenáče vykazovaly celkově nižší fotosyntézu, ale naopak vyšší odolnost vůči postupnému vysychání substrátu. Porovnáním obou druhů pak bylo zjištěno, že *P. rotundata* dosahuje celkově nižší fotosyntézy a vykazuje rovněž nižší odolnost vůči vysychání substrátu. Podobně tomu bylo také u mladších semenáčů. Obdobná zjištění v rozdílech v základních fyziologických charakteristikách mezi různými věkovými kategoriemi byla publikována pro řadu dřevin (Donovan & Ehleringer 1991, Thomas & Winner 2001, He et al. 2005), zejména v souvislosti s postupným rozvojem metabolických a fyziologických aktivit. V obou měřených charakteristikách byla dále zjištěna vysoká vnitrodruhová variabilita. Bylo již výše zmíněno, že tento jev byl pravděpodobně zapříčiněn různorodým původem genetického materiálu obou sledovaných druhů. Toto však mělo na druhou stranu umožnit celkově snadnější zobecnění závěrů (viz výše). Podobně rozsáhlou vnitrodruhovou variabilitu ve sledovaných fyziologických charakteristikách vlivem různého původu genetického materiálu našli také např. Reich et al. (1996), Luoma (1997) a Cregg & Zhang (2001). Martinez & Pinol (2002) našli dokonce rozsáhlou vnitropopulační variabilitu u několika druhů r. *Pinus*. Přes vysokou variabilitu v datech se však naměřené údaje v obou charakteristikách podstatně neliší od hodnot běžně udávaných pro jehličnany temperátní zóny, jež publikovali např. Larcher (1988) a Kozłowski et al. (1991).

Kozłowski & Kramer (1960) uvádějí, že struktura a druhové složení lesních společenstev závisí především na fotosyntetické kapacitě konkurujících druhů a schopnosti přežívání v limitujících podmínkách specifických pro jednotlivá společenstva. V řadě lesních ekosystémů je tento jev nepopíratelný. Nicméně, rašeliniště jako mokřadní ekosystémy budou v první řadě limitována vodním režimem (Mitsch & Gosselink 2000). Světelný režim bude tedy spíše důležitý v mezních případech, tj. např. u obnažené rašeliny na vytěžených plochách nebo naopak u hustě zapojeného podrostu přirozených stanovišť. Vždy však bude významnou měrou ovlivňovat fotosyntetickou aktivitu obou druhů a tím jejich růstové charakteristiky a to převážně s rostoucím věkem. *P. rotundata* dosahuje celkově nižší fotosyntézy v obou věkových kategoriích. Přibližně však dosahuje kompenzačního bodu za vyšších (u mladších semenáčů) popř. srovnatelných (u starších semenáčů) hustot ozáření jako *P. sylvestris*, což poukazuje spíše na její světlomilnost, zejména pak v raném věku.

Sciofyty při slabé hustotě ozáření dýchají pomaleji než heliofyty a vydávají tedy méně CO<sub>2</sub>. Proto je jejich kompenzační bod dosažen již za nižší hustoty ozáření (Slavíková 1986). Částečně tak potvrzujeme závěry shledané v experimentální části této práce a např. také závěry Schmid et al. (1995) o dostatečném příkonu světelných kvant jako vhodného předpokladu úspěšné přirozené obnovy *P. rotundata*. V této souvislosti je však třeba být opatrný v interpretaci výsledků zvláště u mladších semenáčů neboť klíčení a ranný vývoj semenáčů jehličnatých dřevin jsou na intenzitě ozáření relativně nezávislé. Z celkového porovnání fotosyntetických křivek jsou tedy patrné lepší růstové dispozice u *P. sylvestris*. Na příhodných místech, zvláště v podmínkách vytěžených rašelinišť nebo okrajových zón nenarušených rašelinišť, kde se oba druhy běžně setkávají pak v principu mohou nastat následující situace (Mach 2003). Za příznivých světelných a vlhkostních podmínek pro *P. sylvestris* by tento druh měl dosahovat vyšší fotosyntézy, jenž má za následek větší růst tam, kde by *P. rotundata* měla být světlem a vodou limitována. Nadto s nižší fotosyntézou bude docházet u *P. rotundata* k redukci růstu, což také silně ovlivňuje odolnost semenáčů vůči vysychání substrátu (Kozłowski et al. 1991). V případě příhodnějších podmínek ve vytěžených rašeliništích v průběhu sukcese dřevin by měla být *P. sylvestris* potlačena vzrůstající hladinou podzemní vody a zastíněním houstnoucí okolní vegetací, neboť *P. rotundata* se může podmínkám vysoké ozářenosti na otevřených plochách přizpůsobit alespoň do té míry, že nebude poškozen její fotosyntetický aparát.

Vodní deficit je komplexní stresový faktor působící téměř na všechny fyziologické a morfologické aspekty růstu rostliny (Kozłowski et al. 1991). V případě mokřadních ekosystémů a druhů na ně vázaných pak bude mít rozhodující význam při určování výsledné struktury společenstva. Zvláště pak při narušení původního hydrologického režimu. Zásadní otázkou v přežívání semenáčů sledovaných druhů na rašeliništích mohou být dva protichůdné vlhkostní extrémy, zaplavení a přesychání substrátu (viz výše). Rovněž základní vlastnosti substrátu zejména v souvislosti s vhodnými vlhkostními podmínkami jsou důležité z hlediska možnosti využití vody pro semenáče (Oleskog et al. 2000). Toto vše je důležité převážně pro mladší semenáče jejichž kořenový systém je vázán na povrchovou vrstvu půdy náchylné k evaporaci a pedokryogenním pohybům. U mladších semenáčů byla zvýšená mortalita tedy spíše v těsné souvislosti s poklesem hladiny podzemní vody. V souvislosti s prováděnými experimenty byla vysoká mortalita způsobena především zaplavováním semenáčů a následným poškozením mrazem v těžných a narušených podmínkách, v těžných zejména u starších semenáčů. Důležitou roli v přežívání semenáčů v takto nestabilním prostředí budou hrát rovněž mechanismy růstového charakteru, především ve smyslu obnovy poškozených pletiv, ale důležitá by měla být zejména primární stabilizace substrátu iniciální vegetací

pufrující výkyvy v kolísání úrovně hladiny podzemní vody, jak ji zmiňují např. Brooks & Stoneman (1997).

U mladších semenáčů obou sledovaných druhů nelze stejně jako u fotosyntézy jednoznačně usuzovat na větší či menší odolnost vůči vysychání substrátu. Především vzhledem k nedostatečnému rozvoji fyziologických mechanismů mírnících stresové působení vodního deficitu. S rostoucím věkem semenáčů obou sledovaných druhů však můžeme jasněji usuzovat na charakter možného budoucího vývoje v mezních podmínkách na určité lokalitě. Poměrně podrobně ji ve své práci popisuje Mach (2003). Trvale vyšší vodní potenciál v průběhu vysychání substrátu u *P. sylvestris* ukazuje na její schopnost lépe snášet období dlouhodobějšího nedostatku vody. V podmínkách, ve kterých dochází k překryvu výskytu obou těchto druhů (odvodněná nebo odvodněná velkoplošně těžená rašeliniště, okrajové zóny nenarušených rašelinišť), celkově převažují vlhkostní podmínky vyhovující *P. sylvestris*, která převládne v růstu nad *P. rotundata*. Vzhledem ke zhoršujícím se fyzikálním vlastnostem rašeliny jako substrátu (vyšší náchylnost k evaporaci, hydrofobní vlastnost přeschlé rašeliny) po narušení vodního režimu by se v těchto podmínkách *P. sylvestris* ukázala zřejmě jako konkurenčně úspěšnější. Případné zavodnění stanoviště naopak povede ke snížené aeraci což má za následek omezený příjem vody a živin z hlubších vrstev (Kozłowski & Kramer 1960). Za těchto podmínek může být *P. rotundata*, jejíž kořenový systém je v dospělosti adaptován na nízkou mocnost aktivního půdního horizontu (Schmid et al. 1995, Rektoris et al. 1997) podporována v růstu.

## 6. ZÁVĚR

Studie se zabývá hodnocením základních aspektů přirozené obnovy druhu *P. rotundata* vzhledem ke klíčovým biotickým a abiotickým faktorům prostředí a základním fyziologickým charakteristikám. Na základě dlouhodobých sledování a experimentů byl hodnocen vliv různých substrátů, narušení těžbou, lokálního narušení v rámci přirozeného porostu, vodního režimu a světelných podmínek na přežívání a uchycení semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris*. Dále byly experimentálně v laboratorních podmínkách zjišťovány měření fotosyntézy nároky obou druhů na světlo a měření vodního potenciálu zjišťována odolnost obou druhů vůči vysychání substrátu a to jak u mladších, tak u starších jedinců.

1. Přežívání a uchycení semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* může být ovlivněno substrátem, ze kterého vyrůstají. Z hlediska počátečního vývoje a přežívání jedince se u obou sledovaných druhů jeví jako nejpříznivější substrát charakterizovaný dominantním, hustě zapojeným porostem rašeliníků. To platí zejména pro *P. rotundata*. Obnažený povrch rašeliny rovněž poskytuje příznivé prostředí pro semenáče obou druhů. Nepatrně více pro *P. sylvestris* a to pravděpodobně v souvislosti s větším výskytem vysychavých míst. *P. rotundata* bude pravděpodobně preferovat místa vlhčí, kde však může být větší pravděpodobnost predace semenáčů. Místa s dominancí ostatních mechorostů jsou pro počáteční vývoj semenáčů nejméně příznivým prostředím a to především v souvislosti s vlhkostním charakterem substrátu, jenž je dán především rozvolněným zapojením mechových rostlinek.
2. Přežívání a uchycení výsadby semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* bylo výrazně ovlivněno specifickými podmínkami ve vytěžených a nevytěžených částech rašeliníště. *P. rotundata* přežívá nejlépe v těžených částech, kde je pozitivně ovlivněna poklesem hladiny podzemní vody a zastíněním. *P. sylvestris* přežívá nejlépe v netěžených částech, kde je poklesem hladiny podzemní vody a zastíněním naopak ovlivněna negativně. Nejvýrazněji se na mortalitě semenáčů obou druhů podílelo pravděpodobně poškození mrazem v těžených částech rašeliníště s vysokou hladinou podzemní vody.
3. Přežívání a uchycení výsevu semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* bylo velmi nízké a bylo výrazně ovlivněno specifickými podmínkami ve vytěžených a nevytěžených částech rašeliníště. Oba druhy přežívají nejlépe v těžených částech, kde jsou však negativně ovlivněny poklesem hladiny podzemní vody a pozitivně zastíněním. *P. rotundata* zde dosahuje celkově vyššího přežívání a uchycení. Na mortalitě semenáčů obou druhů se pravděpodobně nejvýrazněji podílí přesychání rašeliny v letních měsících,

ale také poškození mrazem v těžných částech s vysokou hladinou podzemní vody. Nízké přežívání a uchycení semenáčů v netěžených částech lze nejpravděpodobněji vysvětlit intenzivním přerůstáním semenáčů obou druhů rašeliníkem, predací, případně nepříznivými vlhkostními podmínkami na ostatních substrátech.

4. Vliv lokálního narušení substrátu na přežívání a uchycení výsevu semenáčů *P. rotundata* a *P. sylvestris* nebyl příliš výrazný. Přežívání a uchycení semenáčů obou druhů bylo velmi nízké jak v narušených, tak v nenarušených plochách. Oba druhy však přežívají lépe ve stržených plochách, kde jsou dále pozitivně ovlivněny poklesem hladiny podzemní vody a zastíněním. *P. rotundata* zde dosahuje celkově vyššího přežívání a uchycení. Na vysoké mortalitě se pravděpodobně nejvýrazněji podílí vysoká hladina podzemní vody a zaplavování narušených ploch. V nenarušených plochách pak pravděpodobně přerůstání semenáčů rašeliníkem nebo vliv ostatních druhů mechorostů jako nepříznivého substrátu.
5. Z parametrů fotosyntetických křivek měřených u obou druhů borovic a obou věkových kategorií je možné usuzovat na celkově větší světlomilnost druhu *P. sylvestris* proti druhu *P. rotundata*. Mladé semenáče *P. rotundata* se však při nízkých ozářeních jeví jako světlomilnější v porovnání se stejně starými semenáči *P. sylvestris*. Vyšší fotosyntézy dosahují mladší semenáče obou druhů.
6. Průběh křivek vodního potenciálu v průběhu vysychání substrátu u obou věkových kategorií naznačuje vyšší rezistenci k vysychání u druhu *P. sylvestris* ve srovnání s druhem *P. rotundata*. Nižší odolnost vůči vysychání substrátu byla zaznamenána u mladších semenáčů obou druhů.

## 7. LITERATURA

- Boratynski A. (1991): Range and natural distribution. In: Gietrych M., Matyas C. (eds.). Genetics of Scots Pine, p. 19-30, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Bragg O., Lindsay R., Risager M., Silvius M. & Zingstra H. (2003): Strategy and Action Plan for Mire and Peatland Conservation in Central Europe. – Wetlands International, Wageningen.
- Brooks S. & Stoneman R. (eds.) (1997): Conserving bogs. the management handbook. – The Stationary Office, Edinburgh.
- Businský R. (1998): Agregát *Pinus mugo* v bývalém Československu – taxonomie, rozšíření, hybridní populace a ohrožení. – Zprávy České Botanické Společnosti 33: 29–52.
- Campbell D. R., Rochefort L. & Lavoie C. (2003): Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. – Journal of Applied Ecology 40: 78–91.
- Chábera S. (1998): Fyzický zeměpis Jižních Čech. Přehled geologie, geomorfologie, horopisu a vodopisu. – Jihočeská Univerzita, České Budějovice.
- Chantal M., Leinonen K., Kuuluvainen T. & Cescatti A. (2003): Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in boreal spruce forest. – Forest Ecology and Management 176: 321–336.
- Cobbaert D., Rochefort L. & Price J. S. (2004): Experimental restoration of a fen plant community after peat mining. – Applied Vegetation Science 7: 205–212.
- Cregg B. M. & Zhang J. W. (2001): Physiology and morphology of *Pinus sylvestris* seedlings from diverse resources under cyclic drought stress. – Forest Ecology and Management 154: 131–139.
- Damman A. W. H. (1986): Hydrology, development, and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. – Canadian Journal of Botany 64: 384–394.
- Dohnal Z. (1965): Československá rašeliniště a slatiniště. – Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Donovan L. A. & Ehleringer J. R. (1991): Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. – Oecologia 86:594–597.
- Engelmark O. & Hytteborn H. (1999): Coniferous forests. – Acta Phytogeogr. Suec. 84: 55–74.
- Freléchoux F., Buttler A., Gillet F., Gobat J. M. & Schweingruber F. H. (2003): Succession from bog pine (*Pinus uncinata* var. *rotundata*) to Norway spruce (*Picea abies*) stands in relation to anthropic factors in Les Saignolis bog, Jura Mountains, Switzerland. – Annals of Forest Science 60: 347–356.



- Ferland C. & Rochefort L. (1997): Restoration techniques for *Sphagnum*-dominated peatlands. – Canadian Journal of Botany 75: 1100–1118.
- Gorham E. & Rochefort L. (2003): Peatland restoration: A brief assessment with special reference to *Sphagnum* bogs. – Wetlands Ecology and Management 11: 109–119.
- Grime J. P. (1974): Vegetation classification by reference to strategies. – Nature 250: 26–31.
- Groeneveld E. V. G. & Rochefort L. (2002): Nursing plants in peatland restoration: on their potential use to alleviate frost heaving problems. – Suosera 53: 73–85.
- Gunnarsson U. & Rydin H. (1998): Demography and recruitment of Scots pine on raised bog in eastern Sweden and relationship to microhabitat differentiation. – Wetlands 18: 133–141.
- Girard. M., Lavoie. C. & Thériault. M. (2002): The regeneration of a highly disturbed ecosystem: a mined peatland in southern Québec. – Ecosystems 5: 274–288.
- Hanssen K. H. (2002): Effects of seedbed substrates on regeneration of *Picea abies* from seeds. – Scandinavian Journal of Forest Research 17: 511–521.
- Hånell B. (1988): Post-drainage forest productivity of peatlands in Sweden. – Canadian Journal of Forest Research 18: 1443–1456.
- Hautala H., Tolvanan A. & Nuortila C. (2001): Regeneration strategies of dominant boreal forest dwarf shrubs in response to selective removal of understorey layers. – Journal of Vegetation Science 12: 503–510.
- He J. S., Zhang Q. B. & Bazzaz F. A. (2005): Differential drought responses between saplings and adult trees in four co-occurring species of New England. – Trees 19: 442–450.
- Hilaire L. R. St. & Leopold D. J. (1995): Conifer seedling distribution in relation to microsite conditions in a central New York forested minerotrophic peatland. – Canadian Journal of Forest Research 25: 261–269.
- Holubičková B. (1965): A study of the *Pinus mugo* complex (Variability and diagnostic value of characters in some Bohemian populations). – Preslia 37: 276–288.
- Holubičková B. (1981): *Pinus uncinata*, příklad různých typů ohrožení druhu (Mizející flóra a ochrana fytogenofondu v ČSSR, studie ČSAV č. 20). – Academia, Praha.
- Horn P. & Bastl M. (2000): Successional changes of vegetation at the „Multerberské rašeliniště“ peat bog in the Šumava Mts during the last 50 years. – Příroda 17: 109–118.
- Hörnberg G., Ohlson M. & Zackrisson O. (1997): Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. – Canadian Journal of Forest Research 27: 1015–1023.

- Hörnberg G., Zakrisson O., Segerström U., Svensson B. W., Ohlson M. & Bradshaw R. H. W. (1998). Boreal swamp forests: biodiversity "hotspots" in an impoverished landscape. – *BioScience* 48: 795–802.
- Hytönen J. (1992): Allelopathic potential of peatland plant species on germination and early seedling growth of Scots pine, silver birch and downy birch. – *Silva Fennica* 26: 63–73.
- Ingram H.A.P. (1978): Soil layers in mires: Function and terminology. – *Journal of Soil Science* 29: 224–227.
- Jankovská V. (1980): Paläobotanische Rekonstruktion der Vegetationsentwicklung im Becken Třeboňská pánev während des Spätglazials und Holozäns. – Academia, Praha.
- Jakšičová T. (2003): Vegetační dynamika třeboňských blatkových rašelinišť po narušení. – Bak.dipl. práce. Dep. in: Biologická fakulta JU, České Budějovice.
- Jeník J. & Soukupová L. (1989): Evropský význam československých rašelinišť. – In: rašeliniště a jejich racionální využívání, Dům techniky ČSVTS České Budějovice, 26–38.
- Jonsson B. (1999): Stand establishment and early growth of planted *Pinus sylvestris* and *Picea abies* related to microsite conditions. – *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 425–440.
- Kodym O. (1961): Vysvětlivky k přehledné geologické mapě ČSSR (1:200 000). – Ústřední ústav geologický, Praha.
- Kozłowski T. T. & Kramer P. J. (1960): *Physiology of Trees*. – McGraw-Hill Book company.
- Kozłowski T. T., Kramer P. J. & Pallardy S. G. [eds] (1991): *The Physiological Ecology of Woody Plants*. – Academic Press, California.
- Kučerová A., Rektoris L. & Příbáň K. (2000): Vegetation changes of *Pinus rotundata* bog forest in the "Žofinka" Nature Reserve, Třeboň Biosphere Reserve. – *Příroda* 17: 119–138.
- Kuuluvainen T. (1994): Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland : a review. – *Annales Zoologici Fennici* 31: 35–51.
- Kodym O. (1961): Vysvětlivky k přehledné geologické mapě ČSSR (1:200 000). – Ústřední ústav geologický, Praha.
- Laine J., Vasander H. & Laiho R. (1995): Long-term effect of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. – *Journal of Applied Ecology* 32: 785–802.
- Larcher W. (1988): *Fyziologická ekologie rostlin*. – Československá akademie věd, Praha.

- Lavoie C., Grosvernier P., Girard M. & Marcoux K. (2003): Spontaneous revegetation of mined peatlands: An useful restoration tool? – *Wetlands Ecology and Management* 11: 97–107.
- Lees J. C. (1972): Soil aeration and Sitka spruce seedling growth in peat. – *Journal of Ecology* 60: 343–349.
- Lieffers V. J. & Rothwell R. L. (1987): Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of water table. – *Canadian Journal of Botany* 65: 817–821.
- Linder S. (1979): Photosynthesis and respiration in conifers. A Classified Reference List 1891–1977. – *Studia Forestalia Suecica* Nr. 149.
- Luoma S. (1997): Geographical pattern in photosynthetic light response of *Pinus sylvestris* in Europe. – *Functional Ecology* 11: 273–281.
- MacArthur R. H. & Wilson E. O. (1967): The theory of island biogeography. – Princeton Univ. Press, Princeton.
- Mach J. (2003): Přírozená obnova blatkových borů – porovnání ekologie *Pinus rotundata* a *Pinus sylvestris*. (Bakalářská práce). – Bak.dipl. práce. Dep. in: Biologická fakulta JU, České Budějovice.
- Malmer N. (1986): Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. – *Canadian Journal of Botany* 64: 375–383.
- Martínez-Vilalta J. & Piñol J. (2002): Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. – *Forest Ecology and Management* 161: 247–256.
- Meade R. (1992): Some early changes following the rewetting of a vegetated cutover peatland surface at Danes-Moss, Cheshire, UK, and their relevance to conservation management. – *Biological Conservation* 61: 31–40.
- Messier Ch., Doucet R., Ruel J. C., Claveau Y., Kelly C. & Lechowicz (1999): Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. – *Canadian Journal of Forest Research* 29: 812–823.
- Mitsch W. J. & Gosselink J.G. (2000): *Wetlands*. – John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Nesvadbová J., Sofron J., Vondráček M. (1994): Rašeliniště a podmáčené smrčiny u Nové Hůrky (Šumavské pláň). – *Erica* 3: 39–51.
- Nystrand O. & Granstorm A. (2000): Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedlings in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging. – *Journal of Applied Ecology* 37: 449–463.
- Ohlson M. & Zackrisson O. (1992): Tree establishment and microhabitat relationships in North Swedish peatlands. – *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1869–1877.

- Ohlson M. (1995): Growth and nutrient characteristic in bog and fen populations of Scots pine (*Pinus sylvestris*). – Plant and Soil 172: 235–245.
- Ohlson M. (1999): Differentiation in adaptative traits between neighbouring bog and mineral soil populations of Scots pine *Pinus sylvestris*. – Ecography 22: 178–182.
- Ohlson M., Halvorsen R. O., Nordbekken J. F. & Dahlberg B. (2001): Fatal interaction between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystem. – Oikos 94: 425–432.
- Oleskog G. & Sahlen K. (2000): Effects of seedbed substrate on moisture conditions and germination of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seeds in a mixed conifer stand. – New Forests 20: 119–133.
- Oleskog G., Grpi H., Bergsten U. & Sahlen K. (2000): Seedling emergence of *Pinus sylvestris* in characterized seedbed substrates under different moisture conditions. – Canadian Journal of Forest Research 30: 1766–1777.
- Pacala S. W., Canham C. D., Silander J. A. & Kobe R. K. (1994): Sapling growth as a function of resources in north temperate forest. – Canadian Journal of Forest Research 24: 2172–2183.
- Persson T. (1980): Structure and function of northern coniferous forests: an ecosystem study. – NFR, Stockholm.
- Peterson C. J., Carson W. P., McCarthy B. C. & Pickett S. T. A. (1990): Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. – Oikos 58: 39–46.
- Petrone R. M., Price J. S., Waddington J. M. & von Waldow H. (2004): Surface moisture and energy exchange from a restored peatland, Quebec, Canada. – Journal of Hydrology 295: 198–210.
- Price J., Rochefort L. & Quinty F. (1998): Energy and moisture consideration on cutover peatlands: surface microtopography, mulch cover and *Sphagnum* regeneration. – Ecological Engineering 10: 293–312.
- Price J. (1997): Soil moisture, water tension and water table relationships in a managed cutover bog. – Journal of Hydrology 202: 21–32.
- Price J. S., Rochefort L. & Campeau S. (2002): Use of shallow basins to restore cutover peatlands: Hydrology. – Restoration Ecology 10: 259–266.
- Price J. S., Heathwaite A. L. & Baird A. J. (2003): Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: An overview of management approaches. – Wetlands Ecology and Management 11: 65–83.
- Pukkala T., Kuuluvainen T. & Stenberg P. (1993): Below-canopy distribution of photosynthetically active radiation and its relation to seedling growth in a boreal *Pinus sylvestris* stand – a simulation approach. – Scandinavian Journal of Forest Research 8: 313–325.

- Reich P. B., Oleksyn J., Tjoelker M. G. (1996): Needle respiration and nitrogen concentration in Scots Pine population from broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees. – *Functional Ecology* 10: 768–776.
- Rektoris L., Rauch O. & Přibáň K. (1997): Hynutí borovice blatky (*Pinus rotundata* Link.) a sukcesní změny blatkových borů jako reakce na měnící se hydrologické a klimatické podmínky v NPR Červené blato. – *Příroda* 11: 67–84.
- Richardson D. M. (1998): *Ecology and Biogeography of Pinus*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Robert E. C., Rochefort L. & Garneau M. (1999): Natural revegetation of two bloc-cut mined peatlands in eastern Canada. – *Canadian Journal of Botany* 77: 447–459.
- Rochefort L. & Campeau S. (1997): Rehabilitation work on post-harvested bogs in south eastern Canada. – In: Parkyn L., Stoneman R.E. et Ingram H.A. P. (eds): *Conserving peatlands*, New York, 287–294.
- Rybníček K. (1997): Monitorování vegetačních a stanovištních poměrů hřebenových rašelinišť Hrubého Jeseníku – výchozí stav. – *Příroda* 11: 53–66.
- Rybníček K. (2000): Present results of vegetation and habitat monitoring in mountain bogs of the Jizerské hory Mts., 1991–1998. – *Příroda* 17: 101–108.
- Rybníček K., Balátová-Tuláčková E. & Neuhäusl R. (1984): Přehled rostlinných společenstev rašelinišť a mokředních luk Československa. – *Studie ČSAV, Academia, Praha*.
- Salonen V. (1987): Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. – *Holarctic Ecology* 10: 171–174.
- Salonen V. (1994): Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. – *Journal of Vegetation Science* 5: 403–408.
- Salonen V. & Setälä H. (1992): Plant colonization of bare peat surface relative importance of seed availability and soil. – *Ecography* 15: 199–204.
- Sarkkola S., Hökkä H. & Penttilä T. (2004): Natural development of stand structure in peatland Scots pine following drainage: results based on long-term monitoring of permanent sample plots. – *Silva Fennica* 38: 405–412.
- Schmid J., Bogenrieder A. & Schweingruber F. H. (1995): Verjüngung und Wachstum von Moor-Kiefern (*Pinus rotundata* Link) und Fichten (*Picea abies* [L.] H. Karsten) in Mooren des Südöstlichen Schwarzwaldes (Süddeutschland). *Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft* 70: 175–223.
- Schouwenaars J. M. (1995): The selection of internal and external water management options for bog restoration. – In: Wheeler B. D., Shaw S. C., Fojt W. J. & Robertson R. A. (eds): *Restoration of Temperate Wetlands*, p. 331–346, Wiley, Chichester.

- Skalický V. (1988): *Pinus rotundata*. In: Hejný S. a Slavík B. [eds.]: Květena České socialistické republiky 1. – Academia, Praha.
- Slavíková J. (1986): Ekologie rostlin. – SPN, Praha.
- Sliva J., Maas D. & Pfadenhauer J. (1997): Rehabilitation of milled fields. – In: Parkyn L., Stoneman R. E. & Ingram H. A. P. (eds.), *Conserving peatlands*, p. 295–314, CAB International, Wallingford.
- Sofron J. (1973): Vrchoviště „Nová Hůrka“ na Šumavě. Zprávy muzeí Západočeského kraje. Příroda, Plzeň 15: 1–5.
- Steijlen I., Nilsson M. Ch. & Zackrisson O. (1995): Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. – *Canadian Journal of Forest Research* 25: 713–723.
- Taiz L. & Zieger E. [eds.] (1991): *Plant Physiology*. – The Benjamin/Cummings Publishing Company, California.
- Thomas S. C. & Winner W. (2001): Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. – *Tree Physiology* 22: 117–127.
- Thorman M. N., Currah R. S. & Balyey S. E. (1999): The mycorrhizal status of the dominant vegetation along a peatland gradient in southern boreal Alberta, Canada. – *Wetlands* 19: 438–450.
- Tuittila E. S., Vasander H. & Laine J. (2000): Impact of rewetting on the vegetation of a cut-away peatland. – *Applied Vegetation Science* 3: 205–212.
- Zackrisson O., Nilsson M. Ch., Dahlberg A. & Jaderlund A. (1997): Interference mechanisms in conifer-Ericaceae-feathermoss communities. – *Oikos* 78: 209–220.