

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Biologická fakulta



Bakalářská práce

Je druhové složení lučního společenstva  
omezeno šířitelností semen druhů?

Alena Vítová

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2006

**Vítová A.** (2006): Je druhové složení lučního společenstva omezeno šířitelností semen druhů? [Is species composition of a meadow community constrained by a dispersal limitation? Bc. Thesis, in Czech.] - 28 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:** Seed addition experiment was carried out to demonstrate the dispersal limitation in a meadow community. Seeds of three species occurring in the target community, and three species absent from the target community were sown into control and disturbed plots. The seedling recruitment and changes of seedling numbers were observed in the course of a year.

Práce byla podporována grantem GAČR 206/06/0098.

**Prohlášení:** Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 9.5.2006.



Alena Vítová

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Metodika .....	5
2.1. Popis lokality .....	5
2.2. Uspořádání pokusu .....	6
2.2.1. Výsevy do společenstva .....	6
2.2.2. Test klíčivosti .....	7
2.2.3. Vysazení sazenic do společenstva .....	8
2.3. Popis druhů .....	8
2.4. Statistické zpracování .....	10
3. Výsledky.....	11
3.1. Výsevy do společenstva.....	11
3.2. Test klíčivosti.....	18
3.3. Vysazování sazenic do společenstva.....	19
4. Diskuze .....	20
5. Závěr.....	24
Poděkování .....	25
Literatura.....	26
Přílohy.....	29

# 1. Úvod

Co ovlivňuje rozšíření organismů? Čím vším je omezováno? Proč organismy žijí tam, kde žijí? Řečeno slovy pánů Begona, Harpera a Townsenda (1997), jsou všechny organismy v přírodě tam, kde je nacházíme, jednoduše proto, že se tam nastěhovaly. A nastěhovaly se tam, kam byly schopny se dostat, kde jsou schopny se uchytit a udržet a kde je jim dobře. Rozšíření organismů je ovlivněno geografickými bariérami, vlastní schopností druhu či jedince šířit se a biotickými podmínkami.

Proč se vůbec šířit? Šířením do nového prostředí se druhy vzdalují od svých mateřských a příbuzných rostlin, brání tak zahlcení biotopu, ale mohou tak unikat i před nepříznivými podmínkami. Rostliny se mohou rozšiřovat vegetativně nebo semeny. Oba tyto způsoby mají své výhody i nevýhody, proto rostliny v různé míře využívají obojí. K šíření na delší vzdálenosti však dochází především semeny (Coulson et al. 2001).

V rozšíření druhů hraje důležitou úlohu nejen schopnost druhu dostatečně se šířit, ale i několik dalších faktorů, které jsou klíčové pro jeho přežití ve společenstvu. Naneštěstí nejsou termíny popisující faktory užívány jednotně ani v angličtině (a překlad do češtiny může vést k dalším nejasnostem). Sjednotit anglickou terminologii se ve své studii pokusili Münzbergová & Herben (2005). Jedním z omezení je dostupnost semen (tzv. *seed limitation*), která zahrnuje omezení daná nedostatečnou produkcí semen, predací a další vlivy ovlivňující množství semen ve společenstvu. Dalším faktorem je dostatek míst vhodných k uchycení (tzv. *microsite limitation*). Pokud je rozšíření nějakého druhu omezováno schopnostmi semen se šířit, mluvíme o tzv. *dispersal limitation*, což překládám jako omezení šířitelností semen.

Rostliny se ve svých schopnostech šířit se semeny liší. Obecně je produkce semen kompromisem mezi jejich velikostí a počtem (Eriksson & Jakobsson 1998, Leishman 2001, Smith & Fretwell 1974). Některé rostliny produkují jen několik velkých semen, jiné mají mnoho malých. Obě tyto strategie mají své klady i zápory. Semenáčky z velkých semen mají větší pravděpodobnost přežití, lépe snášejí stres a jsou konkurenčně silnější (Grime 2001, Šerá & Šerý 2004). Naproti tomu rostlina je schopna vyprodukovat více malých semen, která se lépe

šíří. Díky tomu mají větší šanci, že se dostanou na stanoviště, které je pro ně příznivé. Semena mohou být k šíření přizpůsobena různými morfologickými strukturami, k šíření vzduchem však často stačí jejich malá velikost (Hendry & Grime 1993).

Aby byl druh schopen nějaké místo úspěšně kolonizovat, musí být schopen se na toto místo nejen dostat, ale také se v něm uchytit. Jak takové místo vypadá? Společenstvo, do kterého se druh snaží proniknout, se nazývá nasycené, pokud je jeho druhové složení omezeno především biotickými interakcemi a vlastnostmi daného místa (Foster 2001, Grubb 1977); nenasycené je takové společenstvo, jehož druhové složení je omezeno hlavně dostupností semen (Ehrlén & Eriksson 2000, Eriksson & Ehrlén 1992, Foster & Tilman 2003).

Výskyt určitého druhu závisí především na podmínkách dané lokality, ale důležitou roli hrají i faktory ovlivňující jeho šíření. V novém prostředí musí být podmínky vhodné pro vyklíčení semen a uchycení semenáčků. Tyto podmínky se často liší od požadavků dospělých rostlin (Ehrlén & Eriksson 2000). Faktorů ovlivňujících rozšíření druhu je celá řada. Společenstvo může být omezeno dostupností semen - na dané lokalitě nemusí být dostatek semen, což může být způsobeno jejich nedostatečnou produkcí nebo jejich predací (Dalling et al. 2002, Poschlod & Biewer 2005). Dalším faktorem je dostatek míst pro klíčení a uchycení semenáčků (Eriksson and Ehrlén 1992, Zobel et al. 2000). Šíření druhu může být do značné míry ovlivněno vlastnostmi jeho semen, především jejich schopností šířit se. To jsou hlavní faktory ovlivňující rozšíření druhů v lokálním měřítku. Budeme-li chtít sledovat šíření druhů ve větším, regionálním, měřítku, přistoupí k těmto omezením ještě dostupnost vhodných stanovišť.

V řadě studií bylo zjištěno, že některé druhy chybí na místech, která jsou pro ně zdánlivě vhodná (Eriksson & Jakobsson 1998, Tilman 1997). Na základě těchto zjištění byla vyslovena hypotéza o omezení druhového složení společenstva šířitelností druhů (tzv. *dispersal limitation*). Pokud se při umělém výsevu uchytí na lokalitě druh, který tam původně nebyl přítomen, je to dnes považováno za důkaz tohoto omezení, tj. za důkaz, že druh je schopen na lokalitě růst, ale neměl šanci se tam dostat (Klimeš 2005, Münzbergová 2005, Zobel & Kalamees 2005). Na druhou stranu v několika studiích bylo dokázáno, že druh je sice ve společenstvu schopen se uchytit, ale pouze v něm přežívá

a po několika letech vymírá (např. Klimeš 2005). To ukazuje, že shora popsany důkaz omezení šířitelností druhů není zcela jednoznačný.

Existují dva typy pokusů, jak ověřit omezení společenstva dostupností semen. Prvním typem jsou pokusy, kdy je společenstvo chráněno před spadem semen. Tyto pokusy jsou metodicky velmi náročné a v terénních podmínkách těžko proveditelné, proto se nepoužívají. Druhým typem jsou pokusy, kdy jsou do společenstva přidávána semena. Mohou to být semena druhů, které se v cílovém společenstvu vyskytují, potom hovoříme o tzv. augmentaci. Jsou-li do společenstva přidávána semena druhů v cílovém společenstvu nepůvodní, jde o tzv. introdukci (Turnbull et al. 2000). Při vysévání druhů ve společenstvu původních víme, že v daném společenstvu existují vhodné regenerační niky a že abiotické podmínky nepředstavují základní překážku pro jejich uchycení. Při vysévání druhů ve společenstvu nepůvodních tuto jistotu ztrácíme. Úspěšné uchycení druhu pak pokládáme za důkaz existence omezení šíření, neúspěšné uchycení za výsledek působení negativních biotických interakcí nebo fyzikálních a chemických faktorů. V celém dalším textu používám termín *původní/nepůvodní* ve smyslu původní/nepůvodní ve sledovaném společenstvu. Jak uvidíme dále, i tato interpretace není zcela jednoznačná.

Po vysetí semen do společenstva může následovat několik odpovědí. Pokud nedojde k uchycení semenáčů vysévaného druhu, znamená to, že semena nemají ve společenstvu příležitost se uchytit. To může být zapříčiněno nedostatkem vhodných míst k uchycení nebo predací semen živočichy. Pokud po vysetí vzroste počet uchycených druhů, v přirozeném společenstvu nebyla obsazena všechna vhodná stanoviště. U introdukovaných druhů to poukazuje na existenci regenerační niky ve společenstvu, kdy nepřítomnost druhu je způsobena omezeným šířením semen (Foster & Tilman 2003, Turnbull et al. 2000).

Při pokusech, kdy jsou do společenstva vysévány druhy, se objevuje několik úskalí. Prvním problémem je existence mikrobiálních společenstev, která mohou netušeně ovlivňovat dané prostředí. Dále je nutné dobře zvolit druh vysévaných semen a odhadnout produkci semen přirozené populace, abychom do společenstva vyseli dostatečné množství semen a nárůst v počtu uchycených jedinců byl výrazný. Stav uchycených semenáčků by měl být sledován dostatečně dlouhou dobu, neboť semena mnoha druhů mohou vyklíčit, ale nemusí

se ve společenstvu úspěšně uchytit. Životaschopná populace nevznikne ani v případě, že příliš mnoho jedinců druhu není schopno dosáhnout reprodukčního stadia a vytvořit počet semen nutný pro udržení populace. Další problém, kterému je potřeba věnovat pozornost, je vliv herbivorie semen. A konečně velkou roli hraje i často nezhledňovaná sezónní a meziroční variabilita produkce semen (případně meziroční variabilita vhodnosti podmínek pro uchycení, nejčastěji určovaná počasím) a přítomnost semenné banky (Zobel & Kalamees 2005). Druhové složení společenstev je závislé i na tom, které organismy, schopné obsadit určité místo, jsou v okolí vůbec k dispozici (Ozinga et al. 2005, Storch & Mihulka 2000).

Ve většině případů byl při vysévacích pokusech zaznamenán větší počet uchycených semenáčků v narušených plochách. Je-li společenstvo nějakým způsobem narušeno, v místech těchto narušení je více světla, prostoru i živin (Morgan 1997), proto je pro semenáčky snazší se v nich uchytit (Foster & Gross 1997, Grubb 1977, Křenová & Lepš 1996). Některé druhy se lépe uchycují v uzavřené vegetaci, která jim zajišťuje ochranu před nepříznivými vlivy (Kotorová & Lepš 1999, Morgan 1997).

Vysévací pokusy ukazují, že omezení dostupností semen se často vyskytuje uvnitř ustavené populace, ale že jeho rozšíření se velmi liší mezi stanovišti - běžnější je v místech v počátečním stadiu sukcese než v lučních společenstvech (Turnbull et al. 2000). Některé druhy společenstev ukazují velmi nízkou míru této limitace.

Cílem této práce bylo odhadnout na základě vysévacího pokusu, zda a do jaké míry je druhové složení společenstva omezováno schopnostmi druhů šířit se. Po vyšetření druhů ve společenstvu původních i nepůvodních jsem sledovala dynamiku jejich klíčení a přežívání a jejich odpověď na narušení. Porovnáním chování druhů ve společenstvu původních a nepůvodních se budu také snažit posoudit věrohodnost důkazu „omezení šířitelnosti“ pomocí vysévacích pokusů.

## 2. Metodika

### 2.1. Popis lokality

Pokus probíhá na lokalitě nazvané podle nedaleké přírodní rezervace Ohrazení. Leží přibližně 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic a asi 1,5 km severozápadně od vesnice Ohrazení (48° 57' s. š., 14° 36' v. d., 510 m n m.). Jedná se o podmáčenou oligotrofní druhově bohatou louku. Průměrné roční teploty se pohybují v rozmezí 7 - 8 °C, průměrné roční srážky okolo 600 mm. (Hydrometeorologický ústav ČB). Půda vznikla na rulovém podkladu a je živinami chudá (celkový N 6 - 8 g/kg suché půdy, celkový P 400 - 500 mg/kg suché půdy, poměr C/N = 16 - 20; Kotorová & Lepš 1999). Fytocenologicky lze luční společenstvo klasifikovat jako as. *Molinietum caeruleae* sv. *Molinion*. V sušších částech se objevují druhy naznačující přechod společenstva ke svazu *Violion caniae*. Dominují zde trávy *Molinia caerulea*<sup>1</sup> a *Nardus stricta*, další běžné trávy jsou *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Festuca rubra*, *Festuca ovina*, *Agrostis canina* a *Holcus lanatus*. Hojné jsou i ostřice (*Carex panicea*, *C. nigra*, *C. hartmanii*, *C. pallescens*, *C. umbrosa*, *C. pilulifera*). Dále se zde vyskytují luční druhy jako *Betonica officinalis*, *Angelica sylvestris*, *Succisa pratensis*, *Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla erecta*, *Scorzonera humilis*. Mezi vzácné druhy patří *Pedicularis sylvatica* a ohrožená *Dactylorhiza majalis*. Louka je ze tří stran obklopena lesem. Z jedné strany sousedí s polem, ze kterého jsou splachovány živiny. Ty vytvářejí gradient fosforu napříč loukou, s maximem u okraje pole, a do určité míry ovlivňují složení vegetace. Spodní část louky není kosena a postupně ustupuje pod nálety. Horní část louky je v současné době pravidelně dvakrát ročně kosena (v červnu a v listopadu). Kosení bylo v 80. letech 19. století přerušeno, od roku 1994 znovu pokračuje. Mé pokusné plochy byly v kosené, splachem živin neovlivněné části lokality.

---

<sup>1</sup> Nomenklatura sjednocena podle Kubáta et al. (2002).



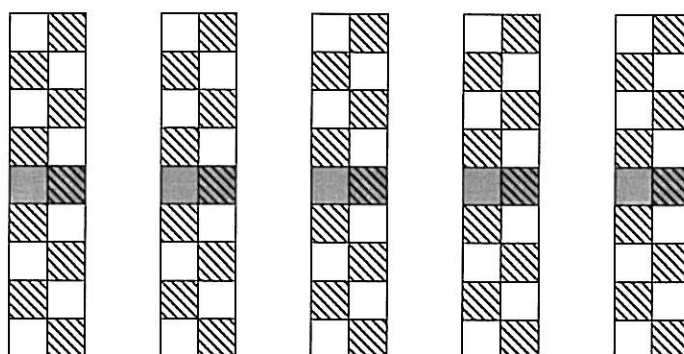
## 2.2. Uspořádání pokusu

Vedle hlavního pokusu, kdy jsem vysévala semena do společenstva, jsem provedla dva další pokusy, které měly dovysvětlit a upřesnit jeho výsledky.

### 2.2.1. Výsevy do společenstva

V roce 2004 byly pořízeny fytoocenologické snímky o velikosti 5 x 5 m na lokalitě Ohrazení, kde pokus probíhal, a na dvou podobných lokalitách v jejím blízkém okolí. Na základě porovnání vlastních fytoocenologických snímků, porovnání ekologických charakteristik určitých vytipovaných druhů z databází a vlastních pozorování byly vybrány druhy, které se na lokalitě vyskytují, a druhy, které na daných lokalitách nebyly zaznamenány, ale tamější podmínky odpovídají jejich ekologickým požadavkům. Z druhů na lokalitě původních byly vybrány *Angelica sylvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Lysimachia vulgaris*, *Plantago lanceolata*, z druhů na lokalitě se nevyskytujících *Campanula patula*, *Lotus corniculatus*, *Solidago virgaurea* a *Viola canina*. Všechny tyto druhy se vyskytovaly na obdobných stanovištích v blízkém okolí (všechny do 1 km od pokusné lokality). Ve stejném roce byla semena vybraných druhů sbírána na snímkaných lokalitách nebo v jejich okolí (*Angelica sylvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Campanula patula*) anebo byla zakoupena (*Lysimachia vulgaris*, *Solidago virgaurea*, *Viola canina*). Na podzim byly vymezeny plochy o velikosti 0,5 x 0,5 m v pěti blocích (Obr.1). V každém bloku bylo celkem 18 ploch, devět ploch bylo narušeno vyhrabáním kovovými hráběmi (tím byla do značné míry odstraněna stařina a mechy), devět ploch bylo ponecháno bez narušení. Do každé plochy bylo dne 23. 11. 2004 vyseto 200 semen jednoho druhu, do každého bloku v jiném pořadí. V každém bloku byla kontrolní plocha, bez narušení i s narušením, do které nebyl vyséván žádný druh. Tato plocha slouží pro kontrolu klíčení z přirozeného deště semen nebo z banky semen. Mezi bloky byl metrový pás, který umožnil přístup k pokusným plochám. Jak je vidět z Obr. 1, plochy téhož bloku jsou často vzdáleny více než plochy z různých bloků. Z tohoto důvodu považuji bloky pouze za nástroj, který má zabránit nahloučení ploch se stejným zásahem, ale není nutné je dále používat jako jednotky při statistickém hodnocení. Od 9. 5. 2005 do 8. 11. 2005 byly ve vnitřním čtverci 0,3 x 0,3 m každé plochy zaznamenávány počty semenáčků

vyšetého druhu, nejprve ve čtrnáctidenních intervalech, od července 2005 v měsíčních intervalech. Dne 10. 8. 2005 byly plochy pokoseny.



**Obr.1.** Uspořádání pokusu v terénu. Pokus byl uspořádán do 5 bloků. V každém bloku bylo vytyčeno 18 ploch 0,5 x 0,5 m. Devět ploch bylo narušeno (vyšrafované plochy), devět ploch bylo ponecháno bez narušení (bílé plochy). V každém bloku byly kontrolní plochy, bez narušení a s narušením, do kterých nebyl vyséván žádný druh (šedé plochy).

Z pokusu byly vyloučeny dva druhy - *Viola canina*, jejíž semena neklíčila, a *Angelica sylvestris* z důvodu chybného nasbírání semen.

### 2.2.2. Test klíčivosti

Dne 15. 4. 2005 jsem na pokusném pozemku BF JU v Českých Budějovicích založila květináčový pokus, jehož cílem bylo zjistit klíčivost semen druhů vysévaných do společenstva. Květináče o rozměrech 15 x 15 x 15 cm jsem naplnila směsí zahradnického substrátu a písku namíchané v poměru 3:2. Do každého květináče jsem vysela 100 semen jednoho druhu, s výjimkou druhu *Lotus corniculatus*, který byl vyséván po 50 semenech (pro každý druh 3 opakování). Pokus byl založen až na jaře, ale semena byla před vysetím vystavena teplotním výkyvům zimy (byla skladována venku). Prošla tedy stejnými podmínkami jako semena vysévaná na podzim do lučního společenstva. Od založení pokusu až do pozdního podzimu byly zaznamenávány počty semenáčků, které byly ihned po vyklíčení odstraněny, aby byla vyloučena jakákoli kompetice - o prostor, světlo, živiny, která by mohla snižovat šance ostatních semen vyklíčit.

### 2.2.3. Vysazení sazenic do společenstva

Na jaře 2005 jsem nechala v jednoduchém růstovém zařízení (tzv. klimabox) naklíčit semena vysévaných druhů v Petriho miskách na zvlhčeném filtračním papíře. Naklíčená semena jsem přesadila do rašelinných koláčků, tzv. *jiffy pots*. Po dosažení určité velikosti (průměrná výška kolem 10 cm) byly sazenice v rašelinných koláčcích přesazeny v náhodném pořadí vždy 15 cm od sebe do lučního společenstva. Počty vysazených sazenic se lišily z důvodů rozdílné klíčivosti jednotlivých druhů a omezeného počtu semen. Celkem bylo vysazeno 109 sazenic (*Plantago lanceolata* - 28 jedinců, *Lathyrus pratensis* - 10, *Lysimachia vulgaris* - 12, *Campanula patula* - 26, *Lotus corniculatus* - 7, *Solidago virgaurea* - 26). Od 10. 6. 2005 do 24. 10. 2005 byl ve čtrnáctidenních intervalech sledován jejich stav. Dne 10. 8. 2005 byla plocha pokosena.

### 2.3. Popis druhů

Při popisu vybraných druhů jsem čerpala z následujících zdrojů: Hejný et al. (1992), Grime et al. (1987), databáze BioFlor (BioFlor 2006), Česká národní fytoecologická databáze (Chytrý 2006).

***Plantago lanceolata*** (*Plantaginaceae*) je polykarpická vytrvalá bylina s krátkým oddenkem a přízemní listovou růžicí. Stvoly přímé, 3-7(-15) na jedné rostlině, (3-)7-30(-70) cm vysoké. Květenství jsou husté válcovité klasy přibližně 1,0-3,0(-5,0) cm dlouhé. Tobolky (1-)2 semenné. Semena elipsoidní, (2,0-)2,2-2,7(-3,4) mm dlouhá, 0,8-1,0(-1,5) mm široká. Kvete V-IX. Rozmnožuje se především semeny, někdy vegetativně. Dává přednost vlhčím půdách převážně zásadité až neutrální reakce.

***Lotus corniculatus*** (*Fabaceae*) je polykarpická vytrvalá bylina. Lodyhy poléhavé, vystoupavé až přímé, od báze větvené. Květenství s (1-)3-6(-8) květy. Plody podlouhlé lusky s (5-)8-18(-25) semeny. Semena jsou kulovitá až ledvinovitá nebo nepravidelně mnohostranná, (1,1-)1,2-1,8(-2,0) mm dlouhá, (1,0)1,1-1,5 mm široká, (0,9-)1,1-1,5 mm tlustá. Kvete VI-VIII(-IX). Rozmnožuje se hlavně semeny, která klíčí obvykle na jaře nebo přežívají v semenné bance. Omezeně a jen málokdy se rozmnožuje i vegetativně. Je to druh se širokou ekologickou

i fytoocenotickou amplitudou. Vyskytuje se především v různých travinných a bylinných společenstvech, na suchých i vlhkých, slunných i stinných stanovištích s mírným narušením.

***Lathyrus pratensis*** (*Fabaceae*) je oddenkatá polykarpická vytrvalá bylina. Lodyhy poléhavé nebo popínavé, (20-)40-100 cm dlouhé, větvené. Květenství s 3-8(-12) květy. Plody jsou lusky s (1-)3-6(-9) kulovitými semeny, které jsou v průměru 2,5-3,0 mm dlouhá, 2,4-3,0 mm široká. Kvete VI-VIII(-IX). Šíří se hlavně semeny, někdy vegetativně. Druh má velmi širokou ekologickou amplitudu, ale jeho kolonizační schopnosti jsou silně omezeny velikostí semen, která jsou schopna šířit se pouze do malé vzdálenosti od mateřské rostliny. Vyskytuje se na slunných i polostinných stanovištích, dává přednost vlhkým až zamokřeným půdám bohatým na živiny, s pH vyšším než 4,5. Vyhýbá se silně narušeným stanovištím s nízkou produktivitou. Roste převážně ve společenstvech třídy *Molinio-Arrhenatherete*.

***Solidago virgaurea*** (*Asteraceae*) je polykarpická vytrvalá bylina s oddenkou, 50-70(-100) cm vysoká. Lodyhy přímé, při jejich bázi často listové růžice. Květenství jsou úbory, v počtu 40-900 uspořádané do bohatého latovitého květenství. Plody jsou 3-4 mm dlouhé nažky s rozestálým chmýrem z jednořadých paprsků. Kvete VII-IX. Vyskytuje se na středně vlhkých polostinných stanovištích bez velkých narušení, na půdách s pH v rozmezí hodnot 3,5-4,5 nebo nad 7,0. Často roste v lesních společenstvech nebo při jejich okrajích.

***Campanula patula*** (*Campanulaceae*) je dvouletá bylina, někdy s tendencí k vytrvalosti. Květenství je chocholičnatá lata, plody tobolky otevírající se třemi děrami při vrcholu. Má velmi drobná semena dobře se šířícími větrem. Kvete V-VII (-IX). Roste především na loukách, pastvinách, pasekách. Preferuje vlhké, živinami bohaté, neutrální až slabě kyselé půdy. Často roste ve společenstvech svazů *Arrhenatherion*, *Berberidion*, *Molinion*.

***Lysimachia vulgaris*** (*Primulaceae*) je vytrvalá bylina s přímou lodyhou. Květenství je vrcholová lata, plodem tobolka s čtnými semeny. Kvete (VI-)VI- VIII. Rozmnožuje se semeny i vegetativně pomocí oddenků či podzemních výběžků.

Roste na světlých a vlhkých stanovištích, je častá na vlhčích lukách třídy *Molinio-Arrhenatherete*.

## 2.4. Statistické zpracování

Veškeré statistiky byly spočítány v programu Statistica 5.5. Testy byly počítány na 5% hladině významnosti. Data obsahující počty semenáčků jsem logaritmičtě transformovala podle vzorce  $Y' = \log(Y+1)$ , abych zlepšila normalitu a homogenitu variance. Při užití této transformace se také mění multiplikativní efekty na (přibližně) aditivní, což umožní ekologicky rozumnou interpretaci statistické průkaznosti interakcí. Grafy byly zhotoveny v programu Statistica 7. Chybové úsečky ve všech grafech ukazují 95% konfidenční interval.

Pro vyhodnocení změn počtu semenáčků v čase a vlivu narušení (odstranění staříny a mechů) na jejich počet jsem použila analýzu variance (ANOVA - model pro opakovaná pozorování, tzv. *repeated measurements*) se dvěma vysvětlujícími faktory s pevným efektem (druh a narušení); tento model jsem poté rozšířila tím, že jsem přidala faktor původní/nepůvodní. Použila jsem hierarchickou analýzu variance a faktor druh byl vnořen do faktoru původní/nepůvodní. Tento model jsem použila ve dvou variantách, s druhem jako faktorem s pevným a poté jako faktorem s náhodným efektem. V prvním případě se ptám na efekt původu v rámci šesti zkoumaných druhů, v druhém případě považuji šest vybraných druhů za (náhodně vybrané) reprezentanty skupiny původních a nepůvodních druhů. Toto rozhodnutí bude mít vliv především na průkaznost efektu „původ“, ale také na průkaznost efektu narušení. Pokud je původ faktor s pevným efektem, potom průkaznost narušení odpovídá vlivu narušení na mých šest druhů. Pokud je druh faktor s náhodným efektem, pak průkaznost narušení odpovídá potenciálnímu vlivu narušení na všechny druhy, jichž jsou moje druhy reprezentanty.

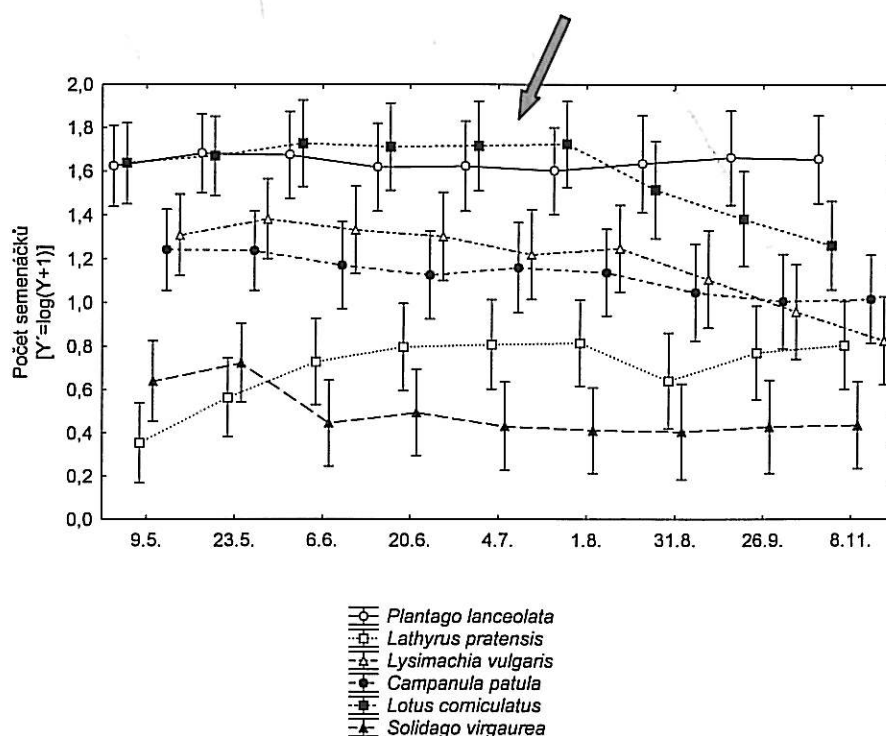
Počty semenáčků sledovaných druhů v kontrolních plochách byly nulové, proto s nimi nebylo počítáno.

### 3. Výsledky

#### 3.1. Výsevy do společenstva

##### Chování semenáčků v čase

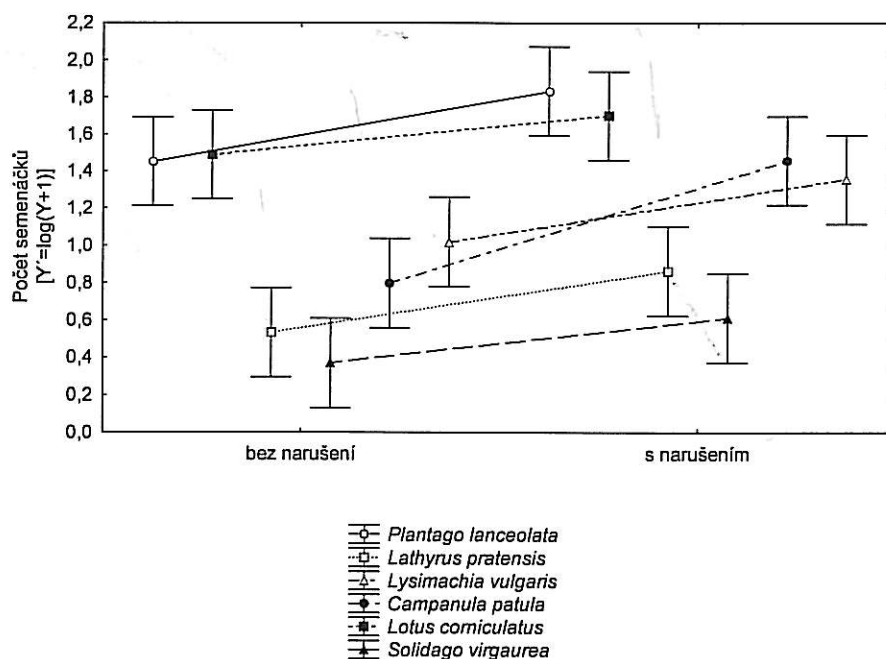
Semena všech druhů, které klíčily v kontrolním květináčovém pokusu, to je jak druhů na lokalitě původních, tak i nepůvodních, vyklíčila a uchytila se v plochách bez narušení i s narušením. Nejvíce klíčila semena druhů *Plantago lanceolata* a *Lotus corniculatus*, nejméně klíčila semena druhů *Solidago virgaurea* a *Lathyrus pratensis*. Druh *Lathyrus pratensis* klíčil nejpomaleji. Počet semenáčků všech druhů se průkazně mění v čase ( $F = 4,636$ ,  $p < 0,000001$ ) (Obr. 2). Většina semenáčků vyklíčila na jaře, v průběhu léta již nedošlo k žádnému náhlému nárůstu jejich počtů. Po pokosení došlo u většiny druhů ke snížení počtu semenáčků, pouze u druhů *Plantago lanceolata* a *Solidago virgaurea* je vidět proporciální nárůst počtu semenáčků. Ve všech grafech jsou druhy původní označeny prázdnými symboly a druhy nepůvodní plnými symboly.



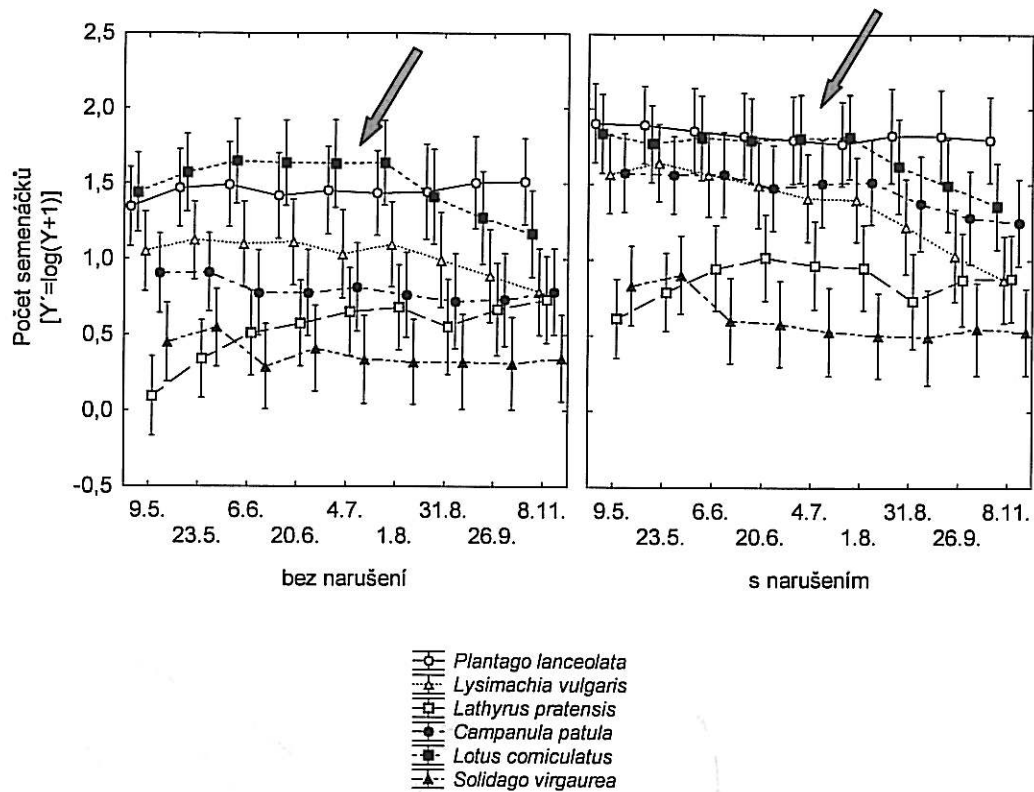
Obr. 2. Změny počtu semenáčků jednotlivých druhů v čase. Data jsou průměrována přes plochy bez a s narušením. Šipka znázorňuje pokosení ploch (10. 8. 2005).

### Vliv odstranění stařiny a mechů na počet semenáčků

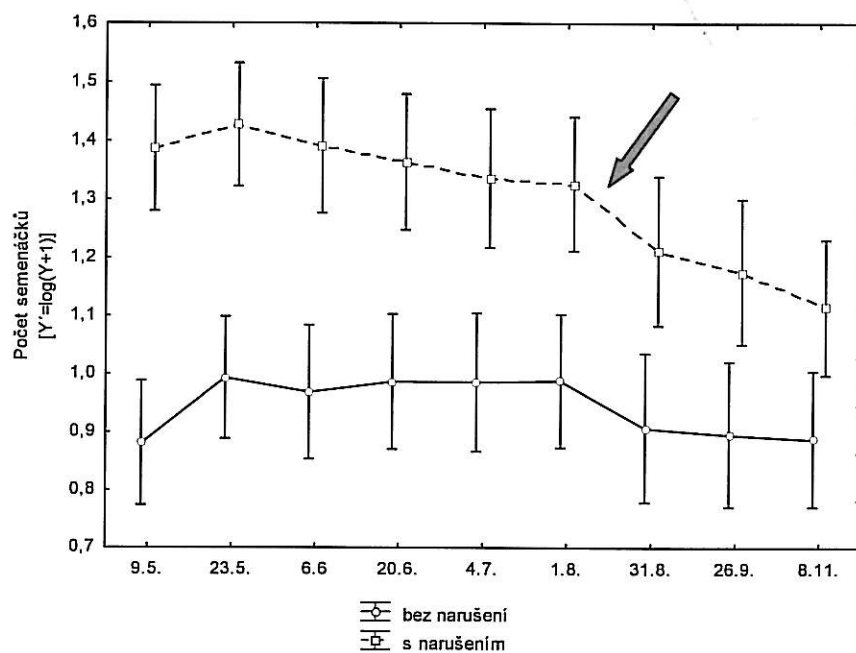
Narušení ploch má statisticky průkazný vliv na klíčení semenáčků ( $F = 27,381$ ,  $p = 0,000004$ ) (Obr. 3, Obr. 4). Počty semenáčků všech druhů byly vyšší v narušených plochách. Nejvýraznější byl tento rozdíl u druhu *Campanula patula*. Semena v narušených plochách klíčila výrazně rychleji než semena v plochách bez narušení - v době prvního zaznamenávání jejich počtu již většina semen vyklíčila, od té doby počet semenáčků klesal (Obr. 5). Ve srovnání s nenarušenými plochami, kde semena klíčila pomaleji a jejich počet se v průběhu pozorování téměř neměnil, došlo v narušených plochách k mnohem výraznějšímu poklesu počtu semenáčků po pokosení. Nepodařila se prokázat interakce vlivu narušení a času na počty semenáčků ( $F = 0,416$ ,  $p = 0,999$ ).



**Obr. 3.** Rozdíly v počtech semenáčků v plochách bez narušení a s narušením (průměrné hodnoty přes celou sezonu).



**Obr. 4.** Změny počtu semenáčků jednotlivých druhů v čase v plochách bez narušení a s narušením. Šipky znázorňují pokosení ploch.



**Obr. 5.** Rozdíly v počtech semenáčků s narušením a bez narušení v čase. Hodnoty jsou průměrovány přes počty semenáčků všech druhů. Šipka znázorňuje pokosení ploch.



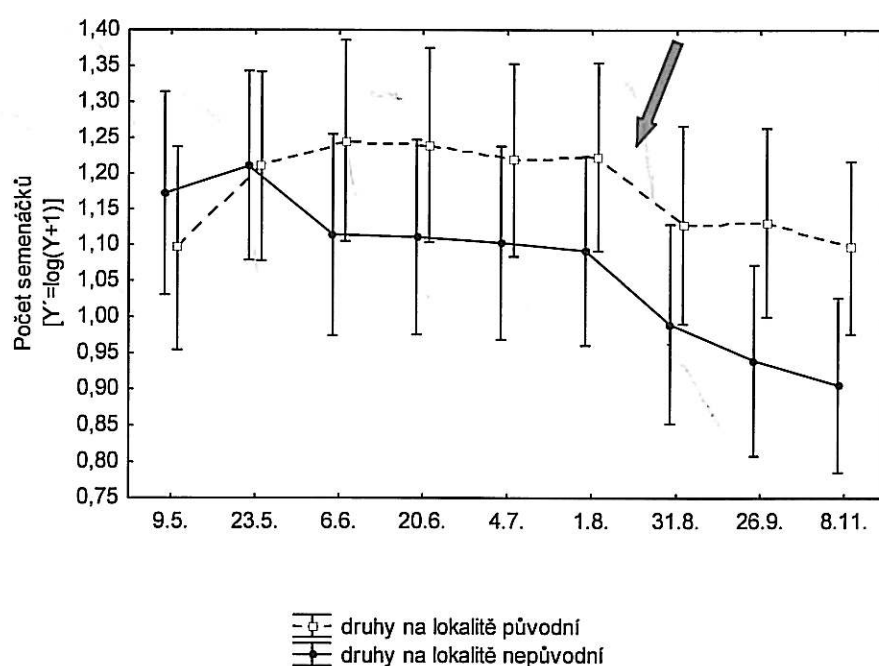
**Tab. 1.** Výsledky analýzy ANOVA pro opakovaná pozorování, s vysvětlujícími faktory narušení a druh a faktorem čas (jednotlivé sledování), který je tzv. *repeated measurement* (neboli *within subject*) faktorem. Všechny faktory jsou faktory s pevnými efekty. Statistické charakteristiky jsou nazývány anglickými termíny.

1 - narušení, 2 - druh, 3 - čas						
effect	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p - level
1	1	17,4962	48	0,639001	27,38051	0,000004
2	5	19,3844	48	0,639001	30,33548	0,000000
3	8	0,3216	384	0,033261	9,66998	0,000000
12	5	0,5757	48	0,639001	0,90095	0,488262
13	8	0,1105	384	0,033261	3,32067	0,001099
23	40	0,1542	384	0,033261	4,63664	0,000000
123	40	0,0138	384	0,033261	0,41596	0,999432

### Porovnání počtu semenáčků druhů ve společenstvu původních a nepůvodních

Původ druhu nemá statisticky průkazný vliv na počet semenáčků, a to jak v případě, kdy se ptám na vliv původu v rámci šesti vybraných druhů ( $F = 1,045$ ,  $p = 0,312$ ), tak v případě, kdy vybrané druhy považuji za reprezentanty skupiny původních a nepůvodních druhů ( $F = 0,037$ ,  $p = 0,856$ ) (Tab. 2, Tab. 3).

Semena druhů na lokalitě nepůvodních byla schopna v novém prostředí vyklíčit, dokonce klíčila o něco více než semena druhů na lokalitě původních, ale jejich semenáčky méně přežívají (Obr. 6). Pokud bereme druh jako faktor s pevným efektem, potom je interakce času a původu průkazná (Tab. 2), což znamená, že druhy nepůvodní hůře přežívají.



**Obr. 6.** Změny počtu semenáčků druhů na lokalitě původních a nepůvodních v čase. Šipka znázorňuje pokosení ploch. Hodnoty jsou průměrovány přes plochy bez narušení a s narušením.

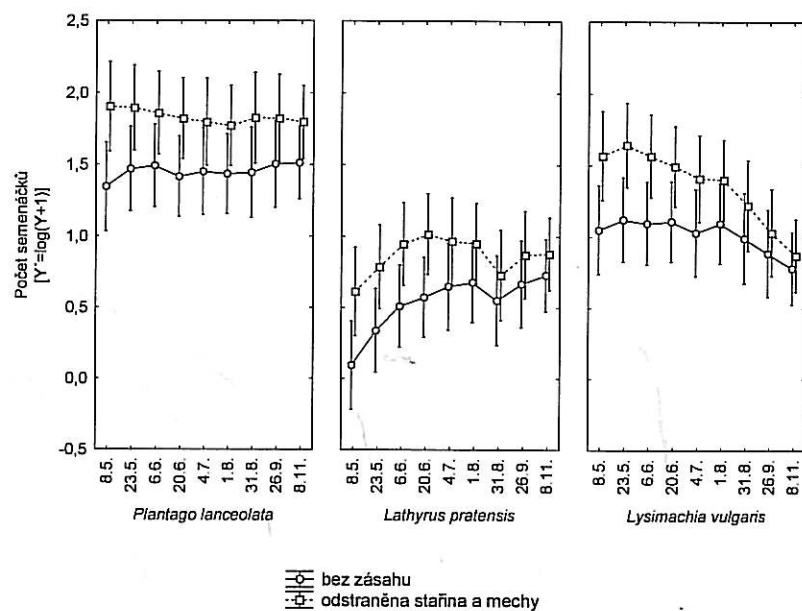
**Tab. 2.** Výsledky hierarchické analýzy ANOVA pro opakovaná pozorování, s vysvětlujícími faktory narušení, druh, původ a faktorem čas (jednotlivé sledování), který je tzv. *repeated measurement* (neboli *within subject*) faktorem. Faktor druh je vnořen do faktoru původ. Všechny faktory jsou faktory s pevnými efekty.

1 - narušení, 2 - druh, 3 - původ, 4 - čas						
effect	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p - level
1	1	14,86979	48	0,785692	18,92572	0,000071
2	4	22,04439	48	0,785692	28,05729	0,000000
3	1	0,82111	48	0,785692	1,04508	0,311767
4	8	0,31716	384	0,033897	9,35673	0,000000
12	4	0,75822	48	0,785692	0,96504	0,435335
13	1	0,19044	48	0,785692	0,24238	0,624736
14	8	0,10307	384	0,033897	3,04083	0,002504
24	32	0,15447	384	0,033897	4,55715	0,000000
34	8	0,12493	384	0,033897	3,68572	0,000368
124	32	0,01276	384	0,033897	0,37637	0,999331
134	8	0,01858	384	0,033897	0,54799	0,820036

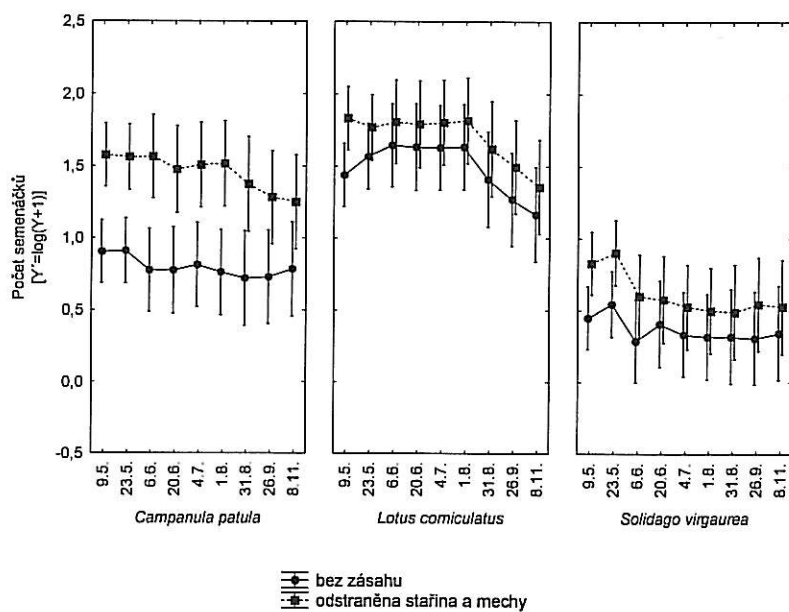
**Tab. 3.** Výsledky hierarchické analýzy ANOVA pro opakovaná pozorování, s vysvětlujícími faktory narušení, druh, původ a faktorem čas (jednotlivé sledování), který je tzv. *repeated measurement* (neboli *within subject*) faktorem. Faktor druh je vnořen do faktoru původ, a je s ním počítáno jako s faktorem s náhodným efektem.

1 - narušení, 2 - druh, 3 - původ, 4 - čas						
effect	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p - level
1	1	14,86979	4	0,75822	19,61136	0,011436
2	4	22,04439	48	0,78569	28,05729	0,000000
3	1	0,82111	4	22,0444	0,03725	0,856364
4	8	0,31716	32	0,15447	2,05320	0,071275
12	4	0,75822	48	0,78569	0,96504	0,435335
13	1	0,19044	4	0,75822	0,25116	0,642582
14	8	0,10307	32	0,01276	8,07947	0,000007
24	32	0,15447	384	0,03390	4,55715	0,000000
34	8	0,12493	32	0,15447	0,80878	0,599900
124	32	0,01276	384	0,03390	0,37637	0,999331
134	8	0,01858	32	0,01276	1,45601	0,212195

V následujících grafech je znázorněno, jak se chovaly jednotlivé druhy v průběhu času, jsou odlišeny počty semenáčků v plochách bez narušení a s narušením. Na obrázku 7 jsou znázorněny druhy na lokalitě původní, z nichž nejvíce klíčila semena druhu *Plantago lanceolata*, nejméně semena druhu *Lathyrus pratensis*. Na obrázku 8 jsou znázorněny druhy na lokalitě nepůvodní, ze kterých nejvíce klíčil druh *Lotus corniculatus*, nejméně druh *Solidago virgaurea*.



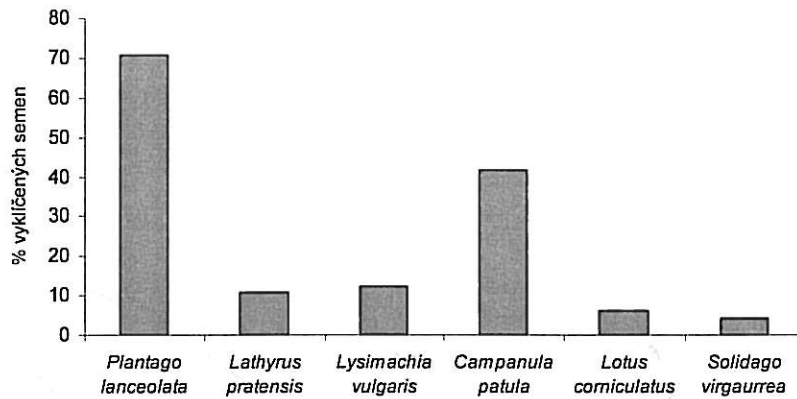
Obr. 7. Chování semenáčků jednotlivých druhů ve společenstvu původních v čase.



Obr. 8. Chování semenáčků jednotlivých druhů ve společenstvu nepůvodních v čase.

### 3.2. Test klíčivosti

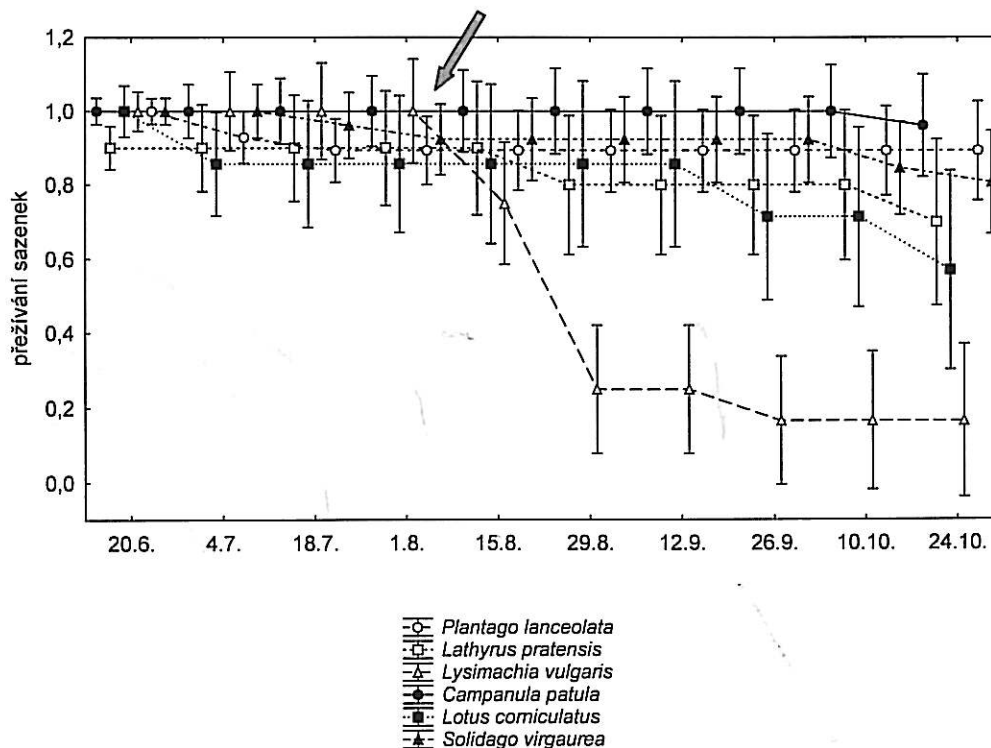
Nejvíce klíčila semena druhů *Plantago lanceolata* (71 %) a *Campanula patula* (42 %). Ostatní druhy klíčily výrazně méně - *Lysimachia vulgaris* 12 %, *Lathyrus pratensis* 11 %, *Lotus corniculatus* 6 % a nejméně *Solidago virgaurea* 4 %.



Obr. 9. Klíčivost jednotlivých druhů.

### 3.3. Vysazování sazenic do společenstva

Většina sazenic vybraných druhů se ve společenstvu úspěšně uchytila. Pouze u druhů *Lotus corniculatus*, *Solidago virgaurea* a *Plantago lanceolata* došlo ihned po přesazení k úhynu několika jedinců. Po pokosení došlo k výraznějšímu úhynu jen u druhů *Lathyrus pratensis* a *Lysimachia vulgaris*. V září 2005 došlo u všech druhů k poklesu počtu jedinců.



**Obr. 10.** Přežívání sazenic jednotlivých druhů. Šipka znázorňuje pokosení plochy. Přežívání udává podíl přeživších jedinců z celkového počtu vysazených.

## 4. Diskuze

Největším problémem vysévacích pokusů je délka jejich pozorování. Sledujeme-li uchycení vysévaných druhů do společenstva jen krátkou dobu, tím myslím 1 nebo 2 roky, nemůžeme s jistotou říci, zda je uchycení druhů skutečně úspěšné (Klimeš 2005). Semena mohou vyklíčit a pak nějakou dobu ve společenstvu přežívat, ale semenáčky nemusejí být schopny dostat se do dospělé fáze. V některých studiích je za úspěšné uchycení druhu ve společenstvu považována jen přítomnost jedince, bez ohledu na jeho další schopnosti se ve společenstvu rozmnožovat a šířit se (Storch & Mihulka 2000).

Pozorování mého pokusu probíhalo jeden rok. Tuto dobu pokládám za velmi krátkou na to, abych na základě dat, která jsem během ní nashromáždila, mohla jednoznačně potvrdit hypotézu o existenci omezení šířitelnosti rostlin semen. Z tohoto důvodu bych chtěla ve sledování pokusu ještě několik let pokračovat. Očekávám, že dlouhodobější pozorování tohoto pokusu přinese objektivnější výsledky, které mohou lépe objasnit význam a důležitost omezení druhového složení společenstva šířitelností semen.

Ve své práci jsem se chtěla věnovat především ověřování hypotézy, že druhové složení společenstev je do určité míry omezováno schopností semen šířit se. K tomu potřebuji vědět, zda není společenstvo omezeno ještě dalšími faktory. Jedním z nich je omezenost dostupností semen, dalším pak omezení dostupností vhodných míst k uchycení. Až na základě znalostí o těchto dvou omezeních mohu začít mluvit o omezení šířitelností semen.

Semena všech druhů, která klíčila v kontrolním testu klíčivosti, vyklíčila a uchytily se i v terénním pokusu. Klíčivost semen většiny druhů ve společenstvu odpovídala klíčivosti semen zjištěné v testu klíčivosti, ve kterém nejvíce klíčila semena druhů *Plantago lanceolata* a *Campanula patula*. V přirozeném společenstvu překvapivě hodně klíčil druh *Lotus corniculatus*. Přestože při testu klíčivosti klíčilo pouhých 6 % jeho semen, v přirozeném společenstvu se počet jeho semenáčků příliš nelišil od počtu semenáčků druhu *Plantago lanceolata*, který klíčil nejvíce. Semena většiny druhů vyklíčila již v době prvního zaznamenávání počtu semenáčků a jejich počet se od té doby nezvyšoval. Výjimkou byl druh

*Lathyrus pratensis*, jehož semena klíčila pomaleji, a až do počátku července byl zaznamenáván vzrůstající počet semenáčků. Tento druh má velká semena, která sice klíčí pomaleji, ale jsou silnějšími konkurenty. Ostatní druhy, s výjimkou druhu *Lotus corniculatus*, mají malá semena, která klíčí rychle a snaží se tak vyhnout přímé konkurenci (Leishman 2001). Skutečnost, že vyklíčila semena druhů ve společenstvu původních i nepůvodních, ukazuje, že ve společenstvu je dostatek míst vhodných pro uchycení semen, která nejsou obsazena pouze kvůli omezené dostupnosti semen nebo jejich šířitelnosti (Foster 2001, Münzbergová 2005).

Znatelný rozdíl je v počtu semenáčků v plochách, které byly nebo nebyly narušeny. Narušení vytváří nová místa pro uchycení semen. V takto nově vzniklých mezerách v porostu se ve většině případech zvýší počet uchycených semenáčků (Jakobsson & Eriksson 2000), ale zároveň semena v nich mohou být více napadána predátory, semenáčky jsou více vystaveny herbivorům a nepříznivým podmínkám (Foster 2001). Tato nově vzniklá stanoviště se v čase mění, jejich dynamika zřejmě není příliš důležitá pro vyklíčení semen, ale má rozhodující vliv na uchycení a přežívání semenáčků (Špačková & Lepš 2004).

Většina semenáčků vyklíčila na jaře a v průběhu léta již nedošlo k žádnému náhlému nárůstu ani poklesu jejich počtů. Většina semenáčků se tedy ve společenstvu poměrně dobře uchytila a přežívala. K jedinému výraznějšímu poklesu došlo po pokosení, kdy pokusné plochy vyschly. Pouze u druhů *Plantago lanceolata* a *Solidago virgaurea*, které snášejí i sušší stanoviště, je po pokosení vidět malý nárůst v počtech semenáčků.

Pro úspěšné uchycení semenáčků je důležitý jednak dostatek míst pro jejich uchycení, ale i biotické interakce. Moles & Westoby (2004) ve své studii uvádějí, že rozhodující vliv na úhyn semenáčků má především herbivorie, sucho a patogenní infekce, zatímco fyzické poškození nebo kompetice s okolní vegetací je příčinou úhynu jen u malého procenta počtu semenáčků. Kompetice mezi semenáčky není považována za rozhodující faktor, který by měl klíčový vliv na druhové složení společenstva (Leishman 2001), neboť v přirozeném společenstvu je jen málokdy takové množství semenáčků, aby si mohly vzájemně konkurovat (Moles & Westoby 2004). Při vysévacích pokusech, kdy je do společenstva přidáno velké množství semen, výrazně vzrůstá hustota semenáčků, a potom zde může docházet ke kompetici. Při vysévacích pokusech



je počet semenáčků výrazně snižován i díky kompetici s okolní vegetací (Jakobsson & Eriksson 2000, Turnbull et al. 2000). To může být důvodem, proč se v průběhu času začaly počty semenáčků pomalu snižovat.

Ve společenstvu vyklíčily všechny druhy, na lokalitě původní i nepůvodní. Znamená to, že původ druhu nemá na počet uchycených semenáčků vliv? Na jejich vyklíčení má zřejmě větší vliv hmotnost semen. Druh *Lotus corniculatus* má velká těžká semena, která mají větší šanci uchytit se v jakémkoli porostu. Oproti tomu malá semena druhů *Campanula patula* nebo *Solidago virgaurea* nejsou příliš dobře vybavena ke konkurenci a jejich šance na úspěšné uchycení v porostu je nižší. Semenáčky nepůvodních druhů sice lépe (více a rychleji) klíčily, ale s postupem času se jejich počty prudce snižovaly. Jejich odumírání mohly způsobit abiotické faktory nebo negativní biotické interakce s okolní vegetací. Tento fakt spíše podporuje hypotézu, že nepřítomnost nepůvodních druhů na lokalitě není zapříčiněna tím, že se jejich semena na lokalitu nedostala. To je i ve shodě se skutečností, že se tyto druhy vyskytují v relativní blízkosti experimentální lokality (do 1 km).

Otázkou je, zda je klíčovým bodem pro rozšíření druhů jejich schopnost šířit se nebo schopnost uchytit se (Coulson et al. 2001). Studie, které tento problém řešily, obvykle dospěly k závěru, že tím hlavním limitujícím faktorem je šířitelnost. Např. Eriksson & Jakobsson (1998) sledovali, jak je hojnost a rozšíření vybraných druhů ovlivňováno jejich šířitelností. Při hledání vztahů mezi velikostí semen, jejich produkcí a uchycením zjistili, že právě produkce semen a jejich uchycení ovlivňuje schopnost kolonizace. Klíčovým znakem je podle nich tedy velikost semen. Ukázalo se, že hojnost druhů je spojena spíše se životní formou rostlin než s jejich schopnostmi šířit se nebo jejich velikostí (nejhojnější byly vytrvalé a klonální rostliny). Většina semen druhů vyskytujících se v travinných ekosystémech se šíří bez jakékoli pomoci. Pokud ke svému šíření něco využívají, pak jsou to nejčastěji větrné proudy nebo přilnutí (Eriksson & Jakobsson 1998).

Špačková & Lepš (2004) ve své studii sledovali, jak se mění počty semenáčků a jejich druhové složení v průběhu let. Zjistili, že celkové počty semenáčků se na rozdíl od jejich druhového složení příliš nemění. Změny v zastoupení druhů v čase poukazují na rozdílnou produkci semen různých druhů v čase. Toto kolísání v produkci semen v určitých intervalech je třeba při vyhodnocování výsledků zohlednit. Pokud v roce, kdy vysévám

do společenstva semena vybraných druhů, rostlina produkuje málo semen, je zřejmé, že ve společenstvu je dostatek míst vhodných k uchycení. V tomto případě mohu snadno dokázat, že společenstvo je omezeno dostupností semen nebo jejich šířitelností. A naopak, pokud rostlina vyprodukuje dostatek semen, která obsadí většinu vhodných míst, mohu se domnívat, že společenstvo je omezeno jen dostupností míst vhodných k uchycení.

Pokusem, kdy jsem do společenstva vysazovala předpěstované sazenice, jsem chtěla zjistit, jestli by i po odstranění dvou hlavních faktorů ovlivňujících úspěšné uchycení druhu, za které pokládám vyklíčení semen a uchycení semenáčků, jsou jedinci vybraných druhů schopni existence. Sledováním jejich přežívání ve společenstvu jako dospělejších jedinců pak mohu posoudit, jaké další faktory mají na jejich přežívání vliv. Většina druhů je schopna v tomto stádiu vývoje ve společenstvu přežít, výrazný úhyn byl pouze u jedinců původního druhu *Lysimachia vulgaris*, kteří byli napadeni houbovou infekcí listů, v důsledku které usychali. V září pak došlo k poklesu počtu u všech jedinců. Na podzim mají rostliny velkou biomasu, dochází mezi nimi ke kompetici, která vyústí ve zředění populací, kdy nejslabší jedinci jsou vytlačeni konkurenčně zdatnějšími (Begon, Harper, Townsend 1997).

## 5. Závěr

V jednoletém pozorování pokusu, kdy jsem sledovala uchycení druhů, které jsou na lokalitě původní, a druhů, které se na dané lokalitě nevyskytují, ale tamější podmínky vyhovují jejich ekologickým požadavkům, jsem zjistila, že semena všech druhů jsou schopna na lokalitě vyklíčit. Všechny druhy se ve společenstvu uchytily a po celou dobu sledování v něm byly přítomné. Tyto výsledky interpretuji tak, že společenstvo, do kterého jsem prováděla výsevy a výsadbu vybraných druhů, je omezeno buď dostupností semen, nebo jejich šířitelností, nebo oběma faktory současně. Spolehlivost této interpretace je omezena krátkou dobou trvání mého experimentu.

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat mnoha lidem, bez nichž by tato práce jen stěží vznikla. Děkuji Šuspovi za jeho trpělivost a vstřícnost, za jeho rady a čas, který mi věnoval. Děkuji své rodině, která mi vycházela vstříc a snažila se mi mou práci usnadnit. Děkuji přátelům za pomoc a podporu při psaní této práce.

## Literatura

- Begon M, Harper J. L. & Townsend C. L. (1997): Ekologie - jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- BioFlor (2006): Dept. Community Ecology, UFZ - Centre for Environmental Research Leipzig-Halle, Theodor-Lieser-Str. 4, 06120 Halle, ke dni 26. 4. 2006  
<http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp>
- Chytrý M. (2006): Česká národní fytoocenologická databáze  
[http://www.sci.muni.cz/botany/assoc\\_c.htm](http://www.sci.muni.cz/botany/assoc_c.htm), ke dni 26. 4. 2006
- Coulson S. J., Bullock J. M., Stevenson M. J. & Pywell R. F. (2001): Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204-216.
- Dalling J. W., Muller-Landau H. C., Wright S. J. & Hubbel S. P. (2002): Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.
- Ehrlén J. & Eriksson O. (2000): Dispersal limitation and patch occupancy in herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Eriksson O. & Ehrlén J. (1992): Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Eriksson O. & Jakobsson A. (1998): Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86: 922-933.
- Foster B. L. (2001): Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecology Letters* 4: 530-535.
- Foster B. L. & Gross K. L. (1997): Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology* 78: 2091-2104.
- Foster B. L. & Tilman D. (2003): Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology* 91: 999-1007.
- Grime J. P. (2001): *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, Chichester.

- Grime J. P., Hodgson J. G. & Hunt R. (1987): *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach To Common British Species*. Unwin Hyman, London.
- Grubb P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities - importance of regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Hejný S., Slavík B. & kolektiv (1992): *Květena České republiky*. Academia, Praha.
- Hendry G. A. F. & Grime J. P. (eds.) (1993): *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*. Chapman and Hall, London, 252 p.
- Jakobsson A. & Eriksson O. (2000): A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
- Klimeš L. (2005): A transient expansion of sown plants and diaspore limitation. *Folia Geobotanica* 40: 69-75.
- Kotorová I. & Lepš J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 175-186.
- Křenová Z. & Lepš J. (1996): Regeneration of *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 7: 107-112.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha
- Leishman M. R. (2001): Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93: 294-302.
- Moles A. T. & Westoby M. (2004): What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193-199.
- Morgan J. W. (1997): The effect of gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosia leptorrhynchoides* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology* 34: 566-576.
- Münzbergová Z. (2005): Factors limiting distribution of dry grassland species at different spatial scales. *Oikos* 113-150.
- Munzbergová Z. & Herben T. (2005): Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oikos*: 89-112.
- Ozinga W. A., Hennekens S. M., Schaminée J. H. J., Bekker R. M., Prinzing A., Bonn S., Poschlod P., Tackenberg O., Thompson K., Bakker J. P. & van Groenendael J. M. (2005): Assessing the relative importance of dispersal

- in plant communities using an ecoinformatics approach. *Folia Geobotanica* 40: 53-67.
- Poschlod P. & Biewer H. (2005): Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica* 40: 13-34.
- Šerá B. & Šerý M. (2004): Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobotanica* 39 (1): 27-40.
- Smith Ch. C. & Fretwell S. D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-507.
- Špačková I. & Lepš J. (2004): Variability of seedling recruitment under dominant, moss, and litter removal over four years. *Folia Geobotanica* 29: 41-55.
- Storch D. & Mihulka S. (2000): Úvod do současné ekologie. Portál, Praha.
- Tilman D. (1997): Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78 (1): 81-92.
- Turnbull L. A., Crawley M. J. & Rees M. (2000): Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- Zobel M., Kalamees R. (2005): Diversity and dispersal - can the link be approached experimentally? *Folia Geobotanica* 40: 3-11.
- Zobel M., Otsus M., Liira J., Moora M & Möls T. (2000): Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81: 3274-3282.

## **Přílohy**

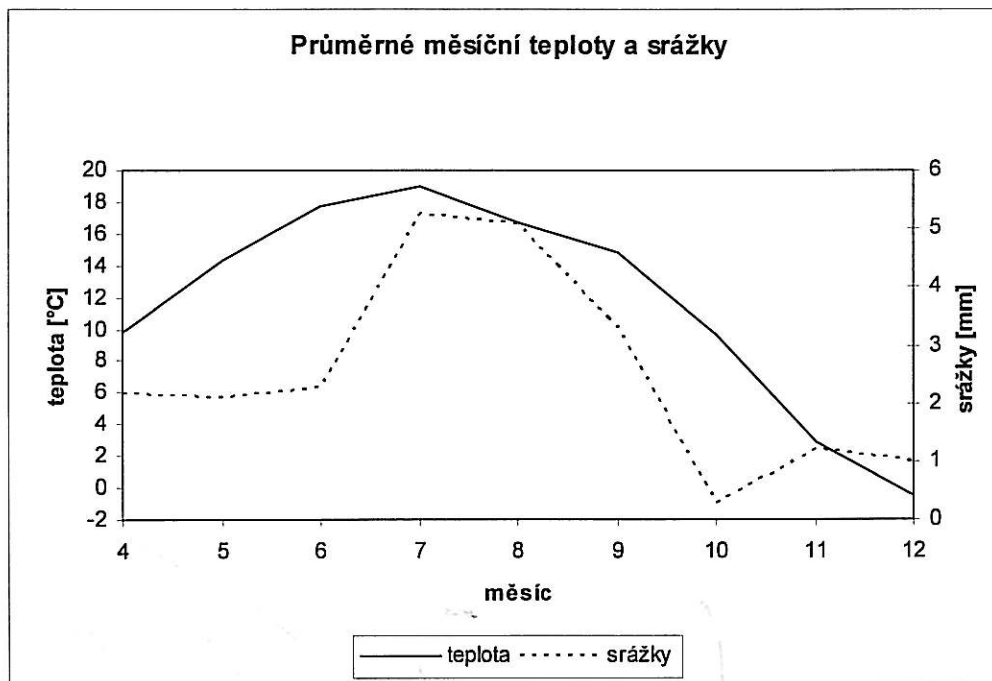
**Příloha 1.** Průměrné měsíční teploty a srážky během sledování pokusu.

**Příloha 2.** Plochy, do kterých byly druhy vysévány.

**Příloha 3.** Semenáčky některých druhů.



**Příloha 1. Průměrné měsíční teploty a srážky během sledování pokusu.**



**Příloha 2.** Plochy, do kterých byly druhy vysévány.

a) plocha s narušením



b) plocha bez narušení

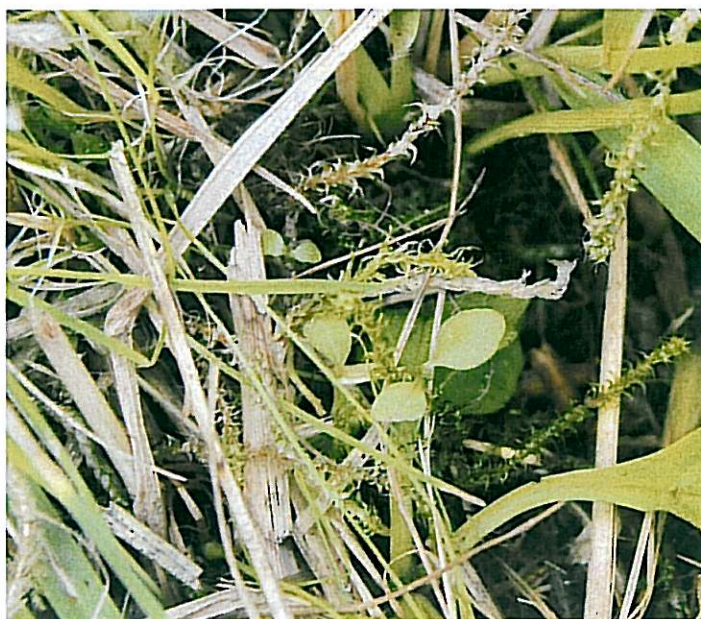


**Příloha 3. Semenáčky některých druhů.**

a) *Plantago lanceolata*



b) *Lysimachia vulgaris*



c) *Campanula patula*



d) *Lotus corniculatus*

