

MENDELOVA UNIVERZITA V BRNĚ  
Lesnická a dřevařská fakulta  
Ústav lesnické botaniky, dendrologie a geobiocenologie

---

**Vliv dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*) jako  
„nurse plant“ na diverzitu cévnatých rostlin**

Disertační práce

Prohlašuji, že jsem práci: Vliv dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*) jako „nurse plant“ na diverzitu cévnatých rostlin zpracoval samostatně a veškeré použité prameny a informace uvádím v seznamu použité literatury. Souhlasím, aby moje práce byla zveřejněna v souladu s § 47b Zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů a v souladu s platnou Směrnicí o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací.

Jsem si vědom, že se na moji práci vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., autorský zákon, a že Mendelova univerzita v Brně má právo na uzavření licenční smlouvy a užití této práce jako školního díla podle § 60 odst. 1 autorského zákona.

Dále se zavazuji, že před sepsáním licenční smlouvy o využití díla jinou osobou (subjektem) si vyžádám písemné stanovisko univerzity, že předmětná licenční smlouva není v rozporu s oprávněnými zájmy univerzity a zavazuji se uhradit případný příspěvek na úhradu nákladu spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.

V Brně, dne 10. 8. 2015

Ing. Martin Rejžek

**Poděkování:**

Na tomto místě bych chtěl poděkovat Ing. Martinu Svátkovi, Ph.D. za odborné vedení této disertační práce, a dále Ing. Radimu Matulovi, Ph.D. za cenné rady a připomínky.

**Jméno posluchače:** Ing. Martin Rejžek

**Název práce:** Vliv dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*) jako "nurse plant" na diverzitu cévnatých rostlin.

**Abstrakt:** Existence dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*), dominantního endemického stromu ostrova Sokotra (Jemen), je v současné době ohrožena jeho neprobíhajícím zmlazováním. Účinek možného vymizení tohoto druhu na diverzitu asociovaných rostlin dosud nikdy nebyl studován. Cílem disertační práce je vyhodnocení předpokládané role dračince coby tzv. „nurse plant“ prostřednictvím identifikace druhů vázaných výskytem na podrost dračinců a dále zhodnocení významu dračince pro udržování rostlinné diverzity. V první, stěžejní části práce je na základě vegetačních snímků porovnáno druhové bohatství a složení rostlinných společenstev v podrostu dračince a v okolním otevřeném prostoru a jsou identifikovány druhy vázané výskytem na podrost či otevřený prostor. Analyzován byl rovněž vliv korunového zápoje a pokryvnosti opadu na počet druhů a jejich abundance ve snímcích. Druhá část práce byla zaměřena na analýzu prostorového uspořádání vzrostlých dřevin v porostech dračince za účelem detekce možného nahloučení dřevin v okolí dračinců, které by podpořilo hypotézu o roli dračince coby „nurse plant“. Ve třetí, závěrečné části práce bylo na jemné prostorové škále zkoumáno rozmístění rostlin vzhledem ke kamenům. Cílem této části bylo porovnat rozdíly vazby rostlin na kameny v podrostu a mimo něj, jelikož zaznamenání žádné či méně výrazné vazby rostlin na kameny v podrostu oproti otevřené ploše by rovněž podpořilo předpoklad o pozitivním působení dračince na asociované rostliny. Výsledky práce potvrdily roli dračince jako „nurse plant“. Přítomnost stromu zvyšuje heterogenitu přírodních podmínek a vytváří dva odlišné biotopy (podrost a otevřený prostor). V porovnání s otevřeným prostorem se v podrostu vyskytuje větší počet rostlinných druhů, včetně většího počtu endemitů. Rostlinné druhy v dračincových porostech lze dle jejich vztahu k dračinci klasifikovat jako podrostní specialisty, specialisty otevřené plochy nebo generalisty. Případné vymizení dračinců bude mít negativní dopad na rostlinnou diverzitu, sníží početnost vzácných endemických rostlin a povede k homogenizaci vegetace. Jelikož nahrazení dračince jiným stromovitým druhem s obdobnými vlastnostmi je nepravděpodobné, ukazují výsledky práce důležitost snah k zachování dračincových porostů na Sokotře a identifikují dračince jako významný deštníkový druh.

**Klíčová slova:** biodiverzita, *Dracaena cinnabari*, facilitace, „nurse plant“, Sokotra.

**Name of student:** Ing. Martin Rejžek

**Title of work:** The effect of *Dracaena cinnabari* as a nurse plant on the vascular plant diversity.

**Abstract:** *Dracaena cinnabari*, the dominant endemic tree of Socotra Island (Yemen), is in serious decline. The effect this will have on the island's plant diversity remains unknown. This dissertation aimed to assess the possible role of *Dracaena* as a nurse plant by identifying plants associated with *Dracaena* understorey and by assessing the importance of *Dracaena* for maintaining plant diversity. In the first part of the dissertation, relevés sampled in *Dracaena* understorey and in open sites to record the number of individuals of vascular plants were analysed. Species richness and composition were compared between understorey and open sites, and species associated with each of these habitats were identified. Additionally, the effects of shading and leaf litter on species richness and abundance were analysed. The second part of dissertation focused on mature woody species composition of *Dracaena* stands and investigated spatial relations between *Dracaenas* and other mature woody plants. The last part of the dissertation aimed to assess the fine scale spatial relationships between stones and plants in *Dracaena* stands and evaluated the differences of these relationships between understorey and open sites. The results confirmed the *Dracaena* role as an important nurse plant. The tree enhances the environmental heterogeneity and its presence creates two distinct microhabitats (understorey and open sites). The understorey habitat, compared with open site, harbours higher number of species, including endemics. The species in *Dracaena* stands can be classified as either understorey specialists, open-site specialists or generalists. The decline of *Dracaena* will negatively affect plant diversity, will reduce abundance of rare endemic plants and will lead to homogenization of vegetation. As no other tree species exists which could replace the *Dracaena*, our findings underline the importance of conservation efforts to preserve *Dracaena* stands on Socotra and identify this species as a key umbrella species whose conservation would ensure also the protection of a number of other associated species.

**Keywords:** biodiversity, *Dracaena cinnabari*, facilitation, nurse plant, Socotra.

**Seznam použitých zkratk:**

AICc – korigované Akaikeho informační kritérium (corrected Akaike information criterion)

ANOVA – analýza rozptylu (analysis of variance)

GEN – generalisté

GLM – zobecněný lineární model (generalized linear model)

KZ – korunový zápoj

LO – listový opad

MIMO – specialisté otevřených ploch

NK – neklasifikované druhy

NMDS – nemetrické mnohorozměrné škálování (non-metric multidimensional scaling)

POD – podrostní specialisté

SGH – hypotéza stresového gradientu (stress-gradient hypothesis)

TSP – prostorové uspořádání stromů (tree spatial pattern)

**Použitá nomenklatura rostlin:**

V disertační práci je použita nomenklatura a taxonomické pojetí rostlinných druhů Sokotry podle Millera & Morrisové (2004).

# Obsah

1. Úvod .....	7
2. Cíl práce.....	10
3. Stav řešené problematiky.....	12
3.1 Pozitivní interakce mezi rostlinami – facilitace.....	12
3.2 Dokumentace výskytu facilitace na Sokotře v literatuře .....	20
3.3 Facilitace a prostorové vztahy mezi dřevinami .....	24
3.4 Role kamenů v prostorovém uspořádání rostlin .....	27
4. Vazba rostlinných druhů podrostu na dračinec .....	31
4.1 Metodika .....	31
4.1.1 Poloha a přírodní podmínky zájmové lokality .....	31
4.1.2 Sběr dat .....	33
4.1.3 Analýza dat .....	37
4.2 Výsledky .....	42
4.3 Diskuse .....	66
5. Prostorové vztahy dračince a vzrostlých dřevin .....	71
5.1 Metodika .....	71
5.1.1 Sběr dat .....	71
5.1.2 Analýza dat .....	71
5.2 Výsledky .....	73
5.3 Diskuse .....	76
6. Role kamenů v prostorovém uspořádání rostlin v porostech dračince .....	79
6.1 Metodika .....	79
6.1.1 Sběr dat .....	79
6.1.2 Analýza dat .....	79
6.2 Výsledky .....	81
6.3 Diskuse .....	85
7. Závěr .....	87
8. Summary .....	91
9. Použitá literatura .....	93
Příloha 1: Seznam druhů nalezených ve vegetačních snímcích .....	110
Příloha 2: Seznam dřevin nalezených v inventarizačních plochách .....	113

# 1. Úvod

Až do osmdesátých let minulého století převládal názor, že struktura rostlinných společenstev je utvářena především negativními interakcemi mezi přítomnými druhy rostlin, jako jsou kompetice a alelopatie (Callaway, 1995; Brooker et al., 2008). Teprve v posledních desetiletích vzniklo množství studií přinášejících důkazy o důležité roli pozitivních, netrofických interakcí mezi rostlinami (tzv. facilitaci) v utváření struktury, dynamiky a produktivity rostlinných společenstev (např. Hunter & Aarssen, 1988; Callaway, 1995; Bruno et al., 2003; Brooker et al., 2008; Pugnaire et al., 2011). Facilitace je významným procesem při udržování rostlinné biodiverzity především aridních a semi-aridních ekosystémů (Callaway, 1995; Flores & Jurado, 2003), kde se často uplatňuje prostřednictvím tzv. „nurse plants“. Tento pojem lze volně přeložit jako „rostlinné chůvy“, avšak obvyklé je v české literatuře používání původní anglické podoby. Jedná se o rostliny, které ve svém podrostu nebo blízkém okolí umožňují či usnadňují (facilitují) uchycení a růst vlastních semenáčků či semenáčků jiných druhů rostlin prostřednictvím zmírnění nepříznivých ekologických podmínek a z nich vyplývajícího stresu, či pomocí poskytnutí ochrany proti mechanickému poškození a proti herbivorům (McAuliffe, 1986; García et al., 2000). Vymizení těchto rostlin z ekosystému může mít vysoce negativní vliv na asociované (facilitované) druhy.

Jedním z ekosystémů, v jehož unikátní vegetaci s vysokým podílem endemických rostlin může hrát facilitace významnou, dosud však nikým nezkoumanou, roli, je souostroví Sokotra v Jemenu, tvořící součást centra diverzity Roh Afriky (Mittermeier et al., 2004). Mezi 842 druhy na souostroví nalezených cévnatých rostlin je 309 (37 %) druhů endemických (Brown & Mies, 2012) a lze tak hovořit o čtvrté nejvyšší hustotě endemických rostlin mezi světovými ostrovy (Banfield et al., 2011). Pro souostroví je typické aridní klima s omezenou dostupností vody (Scholte & De Geest, 2010). Tato skutečnost naznačuje, že by facilitace mohla být fundamentálním procesem udržujícím rostlinnou diverzitu Sokotry. Možná vazba některých druhů na „nurse plants“ byla zmiňována několika autory (Beyhl, 1995; Mies & Beyhl, 1996; Mies, 2001; Miller & Morris, 2004; Brown & Mies, 2012), avšak ve všech případech se jednalo pouze o zběžná pozorování a empirický důkaz v podobě podrobné, na toto téma zaměřené studie dosud chybí.

Nejznámějším, dá se říci ikonickým, endemitem Sokotry je dračinec rumělkový (*Dracaena cinnabari* (*Asparagaceae*)). Jedná se o vždyzelený strom dosahující až 10m



výšky s typickou deštníkovitou korunou složenou z opakovaně se rozdělujících větví zakončených terminálními růžicemi hustě nahloučených listů (Miller & Morris, 2004). Strom vytváří rozvolněné porosty, v nichž obvykle převyšuje ostatní dřeviny a často je i jediným stromovitým druhem. Husté koruny dračinci umožňují sbírat vzdušnou vlhkost (Beyhl, 1996) prostřednictvím kondenzace na listech v podobě rosy a pomocí zachycování drobných kapek mlhy, která je v oblastech výskytu dračince pravidelným jevem (Scholte & De Geest, 2010). Zachycená voda pak stéká a kape ze stromu a obohacuje půdu o vlhkost, kterou mohou využívat i rostliny v podrostu. Přítomnost dračince navíc díky stínu snižuje výpar z půdy a obohacuje půdu listovým opadem. Na základě uvedených skutečností lze usuzovat, že dračinec v oblastech svého výskytu může představovat klíčový druh, který prostřednictvím facilitace umožňuje existenci podrostní vegetace, jež může obsahovat množství endemických druhů.

*Dracaena cinnabari* má nesouvislé rozšíření s několika subpopulacemi ve střední a východní části Sokotry (Miller & Morris, 2004), avšak studie, kterou uskutečnili Attorre et al. (2007), naznačuje značnou redukci původního rozšíření v minulosti a ukazuje, že se tento druh vyskytuje na pouze 5 % svého potenciálního biotopu. Zbývající porosty dračinců v současnosti odumírají a až na ojedinělé výjimky postrádají zmlazení (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013). Za nejpravděpodobnější příčinu nedostatečné regenerace porostů je považován synergistický efekt dlouhodobé aridifikace klimatu ostrova spolu s nadměrnou pastvou (Brown & Mies, 2012). Studie provedené týmy Mendelovy univerzity v nedávné době ukázaly, že hustota některých porostů dračince se v průběhu dvacátého století snížila o 44 % (Habrová et al., 2009) a předpověděly, že nejrozsáhlejší porost dračince na Sokotře dosáhne stádia intenzivního rozpadu již v průběhu následujících 30 až 77 let od provedení studie (Adolt & Pavliš, 2004).

Vzhledem k výše uvedeným skutečnostem a z důvodu neexistence jiného stromovitého druhu, který by na Sokotře mohl nahradit odumírající populaci dračince, se lze domnívat, že případné vymizení dračince by mohlo mít značný negativní dopad na rostlinnou diverzitu Sokotry a mohlo by vést k významným negativním změnám druhového složení. Odumírání dračince již bylo zmíněno a popsáno v několika studiích (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013), avšak tyto studie se

zaměřily pouze na samotný dračinec a dopad jeho případného vymizení na ostatní rostlinné druhy dosud nebyl nikdy studován.

Vazba výskytu některých druhů rostlin na podrost dračince rumělkového může být viditelná i při zběžném pohledu (Obr. 1), avšak poznatky o těsnosti této vazby a o množství takto asociovaných druhů (včetně endemitů) chybí. Za účelem kvantifikace a vyhodnocení možných důsledků vymizení dračince rumělkového pro přidružené druhy cévnatých rostlin vznikla předložená disertační práce.



**Obr. 1** Nápadně bohatší podrost pod korunou *Dracaena cinnabari* (lokalita Firmihin, Sokotra). V podrostu dominuje keř *Euryops arabicus*.

## 2. Cíl práce

Hlavním cílem disertační práce je prozkoumat vliv dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*) na diverzitu cévnatých rostlin na ostrově Sokotra. Přestože v aridních oblastech, jakou je Sokotra, může hrát významnou roli ve formování rostlinné diverzity facilitace prostřednictvím „nurse plants“ (Callaway, 1995; Flores & Jurado, 2003), možná úloha dračince, dominantního stromovitého druhu Sokotry, ve facilitaci vegetace nebyla dosud nikdy zkoumána. Tato chybějící informace však může být kritická pro zachování diverzity a endemismu sokotránské vegetace ve velmi blízké budoucnosti, neboť porosty dračinců v posledních desetiletích odumírají, aniž by docházelo k jejich zmlazování (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013). Cílem předložené disertační práce je vyhodnotit možné dopady vymizení dračince rumělkového pro přidružené druhy cévnatých rostlin prostřednictvím odpovědi na následující otázky:

- 1) Existují na Sokotře rozdíly v druhovém složení a diverzitě cévnatých rostlin mezi podrostem dračince rumělkového a vegetací otevřených stanovišť?
- 2) Pokud ano, které z druhů preferují podrost dračince a které nekrytá stanoviště?
- 3) Lze pozorované rozdíly v počtu druhů a jedinců rostlin vysvětlit prostřednictvím zástiny a množství přítomného listového opadu dračince? Hlavním předpokládaným mechanismem, kterým přítomnost dračince ovlivňuje podmínky prostředí, je zlepšování vlhkostních poměrů v podrostu prostřednictvím stínu a zachycováním horizontálních srážek (Beyhl, 1996). Míra působení obou těchto jevů se odvíjí od hustoty korun, a proto je v práci zkoumán vliv korunového zápoje jako zástupného faktoru uvedených jevů na složení vegetace. Dalším možným mechanismem působení dračince na podrost je obohacování půdy listovým opadem a z tohoto důvodu je analyzován i vliv pokryvnosti listového opadu na složení vegetace.
- 4) Existují korelace v prostorovém rozmístění dračinců a ostatních vzrostlých dřevin? Cílem analýzy prostorového uspořádání vzrostlých dřevin v porostech dračinců je detekce možného nahloučení dřevin v okolí dračinců, které by dále podpořilo hypotézu o roli dračince coby „nurse plant“, protože shlukovité rozmístění heterospecifických jedinců může být projevem pozitivních interakcí

mezi rostlinnými druhy (Haase et al., 1996; Eccles et al., 1999; Tirado & Pugnaire, 2003; Jia et al., 2011).

- 5) Je prostorové rozmístění rostlin v porostech dračince (jak v podrostu, tak na otevřené ploše) ovlivněno přítomností kamenů? Lepší podmínky pro klíčení, růst a přežití mohou rostliny nacházet nejen v blízkosti dalších rostlin, ale i v blízkosti neživých objektů, tzv. „nurse objects“ (Flores & Jurado, 2003), jako jsou zejména kameny (Poesen & Lavee, 1994). Z tohoto důvodu je v disertační práci na jemné prostorové škále porovnáno rozmístění rostlin vzhledem ke kamenům v podrostu dračinců a v otevřeném prostoru, jelikož zaznamenání žádné či méně výrazné vazby rostlin na kameny v podrostu oproti otevřené ploše by ukazovalo na příhodnější podmínky pro existenci rostlin v podrostu dračince a tato skutečnost by dále podpořila předpoklad o pozitivním působení dračince na asociované rostliny.

Disertační práce je členěna do tří hlavních tematických okruhů (kapitoly 4–6). Stěžejní částí disertace je kapitola 4. *Vazba rostlinných druhů podrostu na dračinec*, která se zabývá výše uvedenými otázkami 1–3. Doplnujícími částmi práce jsou kapitola 5. *Prostorové vztahy dračince a vzrostlých dřevin*, která zkoumá výše zmíněnou otázku 4, a kapitola 6. *Role kamenů v prostorovém uspořádání rostlin v porostech dračince*, jejímž předmětem je otázka 5.

## 3. Stav řešené problematiky

### 3.1 Pozitivní interakce mezi rostlinami – facilitace

Na úvod této kapitoly bude vymezeno, jaké typy pozitivních interakcí mezi rostlinami jsou v dalším textu považovány za facilitaci. Obecně lze facilitaci definovat jako pozitivní netrofické interakce mezi fyziologicky nezávislými rostlinami, které se uskutečňují prostřednictvím změn v abiotickém prostředí nebo prostřednictvím dalších, rostlinných či živočišných, organismů (Brooker et al., 2008). Dle definice Bruna et al. (2003) se tak jedná o interakci rostlin, ze které má alespoň jedna z nich prospěch a žádná z rostlin účastnících se vztahu není poškozována. V tomto smyslu facilitace zahrnuje mutualismus (oba účastníci vztahu z něj mají prospěch) a komenzalismus (vztah přináší jednomu z účastníků prospěch a druhého neovlivňuje). Podle definice Callawaye (2007) facilitace zahrnuje rovněž situaci, kdy jeden z účastníků má pozitivní vliv na druhého, který však prvního ovlivňuje negativně. Kromě mutualismu a komenzalismu tak toto pojetí facilitace zahrnuje i antagonismus a v dalším textu je pojem facilitace používán právě v tomto širším významu.

Fundamentální dílo moderních biologických věd, Darwinova kniha *O původu druhů*, zdůrazňuje význam negativních interakcí mezi organismy a boj o přežití založený na kompetici považuje za hlavní proces uplatňující se v přírodním výběru a evoluci (Darwin, 1859). Nedlouho po vydání knihy se objevili první kritici přicházející s teorií vzájemné pomoci mezi organismy, která zdůrazňovala rovněž význam kooperace v přežívání a evoluci organismů, a tuto myšlenku v roce 1879 dále rozpracoval Karl Kessler v nepublikované přednášce *O zákonu vzájemné pomoci* (Todes, 2009). Příklady pozitivních interakcí se v této době týkaly především živočichů. V rozsáhlé rešerši literatury věnované pozitivním interakcím mezi rostlinami Callaway (1995) zmiňuje jako jednu z prvních publikovaných studií naznačujících pozitivní interakci mezi rostlinami práci Phillipse (1909), která má ukazovat vazbu semenáčků *Pinus monophylla* na podrost keře *Artemisia tridentata*. Tato studie je jako průkopnická uváděna i v dalších Callawayových pracích (Callaway & D'Antonio, 1991; Callaway et al., 1996; Callaway & Walker, 1997; Callaway, 2007) a v tomto smyslu o ní najdeme zmínku i v pracích dalších autorů (např. Holzapfel & Mahall, 1999; Brittingham & Walker, 2000). Pravdou však je, že Phillips (1909) asociaci zmíněných druhů neuvádí a pouze stručně zmiňuje, že k reprodukci borovice dochází nejlépe ve stínu starších

stromů. První zmínky o facilitaci, i když ne explicitně takto označované, najdeme v knize Clementse (1916), který popisuje řadu příkladů, kdy pionýrské druhy rostlin umožňují následné pronikání dalších druhů do biotopu. Od 30. let 20. století se objevují první výzkumy odhalující význam stromů a keřů pro přežití a růst rostlin v pouštích Severní Ameriky spojený s příhodnějšími mikroklimatickými podmínkami, které jednoleté a juvenilní vytrvalé rostliny nachází v jejich zástinu (Shreve, 1931). Went (1942) ve své studii provedené v Mohavské a Sonorské poušti v USA ukazuje, že některé jednoleté druhy rostlin se vyskytují především v podrostu keřů, jiné preferují otevřená stanoviště a další prospívají v obou biotopech. Za klasický příklad facilitace, rovněž pocházející ze Sonorské pouště, lze považovat výskyt semenáčků sloupovitého kaktusu *Carnegiea gigantea* pod keři či stromy, které mladým kaktusům poskytují stín, především pod keřem či nižším stromem *Parkinsonia microphylla* (Shreve, 1931; Niering et al., 1963; Turner et al., 1966, 1969; Steenbergh & Lowe, 1969). Ve studii Nieringa et al. (1963) byl pro rostlinu poskytující stín a ochranu rostlinám v podrostu patrně poprvé použit výraz „nurse plant“, který je od té doby běžně užíván pro označení tohoto typu facilitace. Zájem o pozitivní rostlinné interakce postupně narůstal a přibližně od 80. let 20. století začalo vznikat velké množství prací dokumentujících pozitivní interakce mezi rostlinami v ekosystémech celého světa (viz rešeršní studie: Hunter & Aarssen, 1988; Callaway, 1995; Bruno et al., 2003; Brooker et al., 2008; Pugnaire et al., 2011).

S přibývajícím množstvím příkladů facilitace bylo zdokumentováno i množství fundamentálních procesů, kterými je pozitivní interakce mezi rostlinami realizována. Facilitace mezi rostlinami se může uskutečňovat přímo, prostřednictvím zmírnění nepříznivých podmínek prostředí, změnou vlastností substrátu či zvýšením dostupnosti omezeného zdroje, nebo nepřímo, eliminací možných kompetitorů, poskytnutím ochrany před herbivory, přilákáním opylovačů nebo pozitivním vlivem na půdní biotu, včetně potenciálních mykorrhizních hub (Callaway, 1995). V systémech, kde na sebe negativně působí více druhů rostlin současně, se může uplatnit i typ nepřímé facilitace demonstrováný Levinem (1999) – působí-li druh A negativně na druh B a sníží tak negativní působení druhu B na druh C, může prospěch, který má druh C z potlačení druhu B být vyšší, než přímé negativní působení druhu A na C, a dochází tak k nepřímému pozitivnímu působení druhu A na C.

Pozitivní efekt keřů a stromů na jejich podrost je především v horkých oblastech Země často způsoben modifikací světelných a teplotních poměrů v zástinu korun. Stín

snižuje teplotu vzduchu (Moro et al., 1997) a rovněž povrchovou i podpovrchovou teplotu půdy (Belsky et al., 1989; Moro et al., 1997; Hastwell & Facelli, 2003) a dochází tak ke zlepšení vlhkostních poměrů facilitovaných rostlin v důsledku redukce půdního výparu (Domingo et al., 1999) a rychlosti transpirace (Hastwell & Facelli, 2003). Příznivější poměry v zástínu rovněž omezují u rostlin výskyt fotoinhibice fotosyntézy (Armas & Pugnaire, 2005). Zmírnění teplotních extrémů se neomezuje pouze na vysoké teploty. Především v arktických, antarktických a alpínských polohách odolné rostliny, často polštářovitého vzrůstu, umožňují existenci dalším druhům rostlin, a to díky eliminaci působení extrémně nízkých teplot udržováním vyšší teploty ve svém interiéru (Arroyo et al., 2003; Nyakatya & McGeoch, 2008). Vyšší teplota pod „nurse plants“ v zimním období je klíčová rovněž pro některé kaktusy v severoamerických pouštích, kde umožňuje jejich přežití v chladných zimách v oblastech na severní hranici jejich areálu (Nobel, 1980; Drezner, 2007). Udržování vyšších teplot pod „nurse plants“ spočívá především v zabránění působení větru (Arroyo et al., 2003) a snížením vyzařování tepla do atmosféry (Nobel, 1980).

Zlepšení vlhkostních poměrů v okolí „nurse plants“ není vždy dáno pouze modifikací světelných a tím i teplotních poměrů. Zejména s hluboko kořenujícími dřevinami je spojen tzv. hydraulický zdvih vody (často je používán původní anglický termín „hydraulic lift“ nebo „hydraulic redistribution“). Tyto dřeviny jsou schopné kořeny dosáhnout do hluboko položených vrstev půdy, kde se nalézají zásoby vody nedostupné ostatním mělce kořenujícím druhům. Voda čerpána kořeny dřevin z těchto hlubokých horizontů je následně z kořenů uvolňována do suchých povrchových vrstev půdy, kde ji mohou využít ostatní druhy (Richards & Caldwell, 1987). Tento jev je často zmiňován v souvislosti s facilitací podrostu stromy v savanách a jim podobných ekosystémech (Ludwig et al., 2004; Zou et al., 2005). Dodávání přídatné vlhkosti se může realizovat i kondenzací vody v podobě rosy na velké listové ploše „nurse plant“ nebo zachycováním kapiček mlhy touto plochou (Rigg et al., 2002; Del-Val et al., 2006; Abdul-Wahab et al., 2009). Zachycená voda poté z „nurse plant“ kape a stéká a je kromě vlastní „nurse plant“ k dispozici i podrovním rostlinám, jejichž nižší vzrůst a menší listová plocha jim neumožňují tak efektivní zachycování horizontálních srážek.

Za příklad zlepšování vlhkostních poměrů lze považovat i specifický proces facilitace nalézáný ve vlhkých slaniscích. Vysoký obsah solí zde snižuje osmotický potenciál půdní vody a toxicky působí na rostlinné tkáně (Callaway, 2007). K soli tolerantní druhy ve svém stínu snižují výpar a tím udržují v půdě nižší salinitu a vyšší

vodní potenciál, který zde následně umožňuje růst druhům k soli méně tolerantním (Bertness & Hacker, 1994; Hacker & Bertness, 1999).

V mokřadech, ať již slaných, či nikoliv, facilitují rostliny schopné dodávat kyslík z listů do kořenů prostřednictvím aerenchymatického pletiva růst rostlin ve svém okolí díky kyslíku, který z kořenů uniká a mění vlastnosti jinak anaerobního prostředí v rhizosféře (Callaway & King, 1996; Hacker & Bertness, 1999).

Řada pozitivních interakcí mezi rostlinami se uskutečňuje prostřednictvím zlepšení obsahu dostupných živin v půdě. Známé je zvyšování obsahu dusíku v půdě rostlinami, na jejichž kořenech žijí symbioticky mikroorganismy schopné fixovat vzdušný dusík (typické zejména pro *Fabaceae*). Tento dusík se následně opadem listů či přímým uvolněním z kořenů dostává do půdy, kde je k dispozici i rostlinám, které jinak nemají možnost atmosférický dusík získávat, a tím může docházet k jejich facilitaci (Temperton et al., 2007). Některé rostliny mají schopnost mobilizovat živiny, tj. chemicky je převádět z forem těžko přístupných na formy přístupné (týká se např. fosforu, zinku a železa) a v této přístupné formě se živiny z kořenů uvolňují do rhizosféry, kde je mohou využít i druhy rostlin neschopné mobilizovat živiny (Li et al., 2014). Zvyšování obsahu živin v půdě se může uskutečňovat i prostřednictvím výše zmíněného hydraulického zdvihu, kdy kořeny hluboce kořenujících rostlin dosahují do hlubších, živinami bohatších horizontů a tyto živiny (především fosfor, vápník, hořčík a draslík) jsou opět prostřednictvím opadu či přímým vyloužením z kořenů uvolňovány do povrchových, živinami chudých horizontů (McCulley et al., 2004). Oba předchozí procesy současně se uplatňují zejména v savanách, kde roztroušeně se vyskytující bobovité stromy (typicky *Acacia* spp.) vytvářejí pod svými korunami a v blízkém okolí tzv. „islands of fertility“, tedy plochy s půdami vyšší úživnosti, které mohou umožňovat či zlepšovat růst dalších druhů rostlin (Scholes & Archer, 1997; Ludwig et al., 2004). Stav živin v půdě může být zlepšován i zachycováním prachu unášeného větrem v korunách stromů a keřů a jeho následnou depozicí v podkorunovém prostoru (Pugnaire et al., 1996).

Jak již bylo zmíněno, důležitým činitelem v obohacování půd živinami je listový opad zahrnující kromě vlastních listů i drobné větve, kůru a plody. Opad rovněž zvyšuje množství organické hmoty v půdě a podílí se na změnách dalších chemických a fyzikálních charakteristik půdy (Facelli & Pickett, 1991). Jeho působení na rostliny může být pozitivní a může tak být jedním z mechanismů facilitace; avšak jeho účinek může být i značně negativní, a to v případech, kdy se z něj uvolňují alelopatické látky



(Facelli & Pickett, 1991) nebo kdy utlačuje rostliny neschopné prorůst jeho silnou vrstvou (Sydes & Grime, 1981).

Facilitací je i proces, kdy rostlina stabilizuje prostřednictvím kořenů půdu, která by jinak byla odváta větrem (Yang et al., 2006) či splavena vodou (Hupp, 1992), a umožňuje tak ve svém okolí růst dalším druhům.

Rostliny mohou substrát (obvykle půdu) nutný pro přežití dalších druhů nejen modifikovat, ale přímo poskytovat. To je případ epifytních rostlin, jejichž výskyt na rostlinných tělech hostitelských rostlin je rovněž považován za facilitaci (Angelini & Silliman, 2014). Epifyty pak mohou například díky stínění nebo akumulaci opadu a jiných částic ve svém okolí facilitovat následný výskyt dalších epifytů (Jian et al., 2013).

Za jeden z mechanismů nepřímé pozitivní interakce je považována ochrana rostlin jinými rostlinami proti herbivorům. Potravně atraktivní rostliny nacházejí úkryt pod hustě větvenými keři, které herbivorům jednak stěžují nalezení atraktivních rostlin (McAuliffe, 1986) a rovněž představují fyzickou bariéru proti přístupu herbivora, jejíž účinnost je navíc mnohdy zesílena přítomností trnů či kolců (Baraza et al., 2006). Pozitivní roli v odrazení herbivorů hraje i přítomnost nepoživatelných či odpuzujících látek v listoví krycího (facilitujícího) druhu (McAuliffe, 1986; Baraza et al., 2006). Bylo také prokázáno, že detekce hostitelské rostliny hmyzem může být ztížena přítomností dalších rostlin v okolí cílového druhu, a tak pravděpodobnost napadení hostitelské rostliny může být snižována celkovým druhovým bohatstvím společenstva (Rausher, 1981). Na druhé straně, větší bohatost společenstva může zvyšovat návštěvnost opylovačů na květech méně atraktivních rostlin díky jejich současnému kvetení s druhy atraktivními (Ghazoul, 2006).

Spojení rostlinných druhů připomínající facilitaci mohou vznikat i v důsledku zachycování větrem unášených rozmnožovacích částic rostlin dalšími rostlinami s příhodně utvářenou nadzemní částí či prostřednictvím koncentrace semen živočichy, typicky ptactvem nacházejícím útočiště v korunách. Tento proces lze však označovat za facilitaci pouze v případě, kdy propagule nacházejí v blízkosti rostlin vhodnější podmínky pro klíčení a následný vývoj než v jejich okolí (Callaway, 1995).

V předchozím textu uvedené mechanismy pozitivních interakcí mezi rostlinami byly vybrány především s ohledem na jejich možný výskyt v jednotlivých vegetačních typech Sokotry. Diskutabilní je zmírňování nízkých teplot, avšak přítomnost tohoto procesu, zejména v exponovaných polohách hor, nelze vyloučit. Existují mnohé další

příklady procesů uplatňujících se v pozitivních interakcích mezi rostlinami a jejich přehled lze nalézt v rešeršní literatuře týkající se facilitace, viz Hunter & Aarssen (1988), Callaway (1995, 2007), Stachowicz (2001), Brooker et al. (2008), Pugnaire et al. (2011).

Nalezení pozitivních interakcí mezi rostlinami znesnadňuje skutečnost, že pozitivní a negativní vlivy jedné rostliny na druhou se uskutečňují současně a směr výsledného vztahu je dán součtem jednotlivých vlivů (Callaway & Walker, 1997; Holmgren et al., 1997). Např. k suchu tolerantní rostlina může působit na méně tolerantní druh pozitivně díky udržování půdní vlhkosti zástinem, současně však může omezovat růst rostliny nadměrným stíněním. Protože však vlhkostní podmínky mimo zástin krycí rostliny omezují růst či přežití méně tolerantního druhu, je výsledný vliv krycí rostliny pozitivní. Vztah mezi rostlinami se může měnit i v průběhu ontogeneze facilitovaného druhu (Miriti, 2006; Schiffers & Tielbörger, 2006). Krycí rostlina například může usnadňovat klíčení semen a růst mladých rostlin ve svém zástinu, avšak její vliv na odrostlejší rostliny může být negativní v důsledku konkurence o vodu (Nuñez et al., 2009). Směr vztahu se v delším časovém horizontu rovněž může měnit s měnícími se podmínkami prostředí (Holzapfel & Mahall, 1999; Tielbörger & Kadmon, 2000; Kikvidze et al., 2006).

Za dobu od prvních zmínek o pozitivních interakcích mezi rostlinami pocházejících z počátku 20. století již vzniklo relativně velké množství studií věnovaných tomuto fenoménu a jejich souhrnná metaanalýza umožňuje kvantifikovat výskyt facilitace v jednotlivých vegetačních typech Země, její spojení s různými růstovými formami rostlin a zastoupení jednotlivých mechanismů facilitace. Bonanomi et al. (2011) shromážděním článků zaměřených na pozitivní interakce vzniklých mezi roky 1909 a 2011 získali soubor 539 studií referujících o 2 080 případech facilitace mezi druhy vyšších rostlin. Většina pozitivních interakcí (1 189 případů) byla zaznamenána v oblastech, kde hlavním limitujícím faktorem prostředí je nedostatek vody, buď celoroční či alespoň v podstatné části roku, tedy v aridních, semiaridních a Mediteránních ekosystémech (Bonanomi et al., 2011). Druhý nejvyšší počet studií pocházel z temperátních oblastí (330) a obdobný počet (320) byl zaznamenán i v alpínských biotopech (Bonanomi et al., 2011). Relativně malý počet pozitivních interakcí byl zdokumentován ve vlhkých tropických (177) a mokřadních (64) biotopech (Bonanomi et al., 2011). Nejčastěji se vyskytující růstovou formou „nurse plant“ byly keře (993 případů), následované stromy (678), vytrvalými bylinami (364), jednoletými

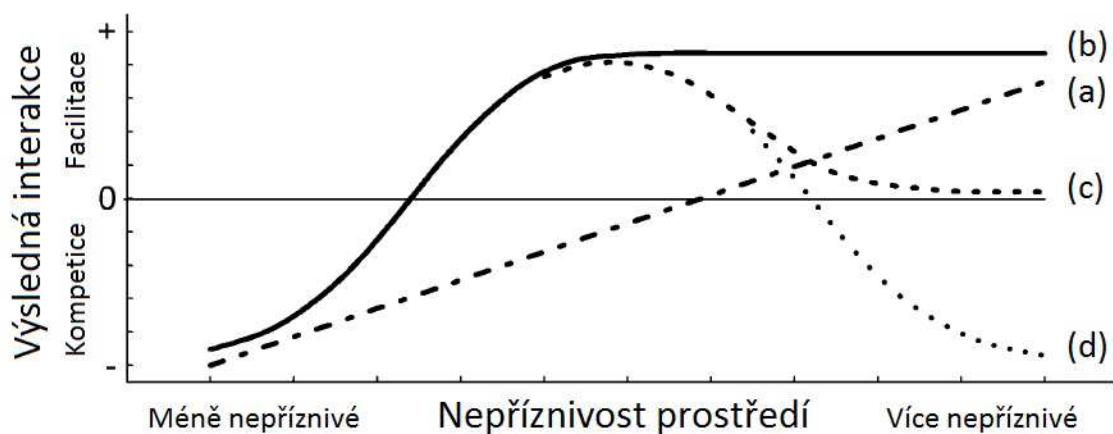
bylinami (27), kaktusy (16) a liánami (2) (Bonanomi et al., 2011). Mezi nejčastěji uplatňovanými mechanismy facilitace bylo zlepšení nadzemního mikroklimatu (714 případů), změna obsahu živin v půdě (536), poskytnutí ochrany proti spásání (256) a změna obsahu vody v půdě (240) (Bonanomi et al., 2011).

Flores & Jurado (2003) upozorňují, že vysoký počet pozitivních interakcí nacházených v aridních a semiaridních podmínkách může být zkreslen skutečností, že autoři je zde primárně hledají a mimo tyto oblasti si pozitivních interakcí často nevšimnou či se je nesnaží najít. Přesto však velká část studií pochází z biotopů s extrémními podmínkami prostředí, v nichž je facilitace často velmi nápadná, a tato skutečnost vedla k formulaci hypotézy, že výskyt pozitivních interakcí se zvyšuje s rostoucím gradientem nepříznivosti prostředí a s tlakem herbivorů (tzv. „stress-gradient hypothesis“ (SGH); Bertness & Callaway, 1994). Protože výsledná interakce mezi rostlinami je výsledkem komplexu kompetičních a pozitivních vztahů, jejichž poměr se nemění pouze s gradientem prostředí, ale i v průběhu růstu zúčastněných druhů, byla uvedená hypotéza později upřesněna i o tento koncept (Callaway & Walker, 1997; Brooker & Callaghan, 1998). Mnohé následující studie potvrdily platnost SGH (např.: Pugnaire & Luque, 2001; Callaway et al., 2002; Gómez-Aparicio et al., 2004; Lortie & Callaway, 2006), zjištění jiných však přinesly důkazy proti její platnosti (např.: Tielbörger & Kadmon, 2000; Pennings et al., 2003; Maestre & Cortina, 2004; Maestre et al., 2005, 2006; Granda et al., 2012). S přibývajícím množstvím poznatků došlo k postupnému upřesnění SGH a nejnovější studie naznačují, že závislost mezi gradientem nepříznivosti přírodních podmínek a výslednou interakcí mezi rostlinami není lineární a na extrémním konci gradientu se opět zvyšuje význam kompetičních vztahů mezi rostlinami (Obr. 2; Michalet et al., 2006; Kawai & Tokeshi, 2007; Maestre et al., 2009; le Roux & McGeoch, 2010).

V minulosti kladený důraz na negativní interakce se projevil i ve formulaci teorií a modelů týkajících se ekologie populací a společenstev, které tak obvykle nezahrnují možnost pozitivních interakcí a je třeba je přizpůsobit novým poznatkům (Bruno et al., 2003; Lortie et al., 2004). Příkladem může být klasická teorie fundamentální a realizované niky organismu (Hutchinson, 1957). Začlenění facilitace do této teorie vede ke zdánlivému rozporu, protože rozsah realizované niky může být větší než nika fundamentální – organismus je díky pozitivnímu působení jiného organismu schopný přežít i v podmínkách, kde by jinak nebyl schopen samostatné existence (Bruno et al., 2003). Facilitace modifikuje rovněž vztah mezi biodiverzitou a funkcemi ekosystému

(Hooper et al., 2005; Spehn et al., 2005). Příklady implikace facilitace do dalších ekologických teorií prezentují Bruno et al. (2003) a víceméně recentní pokroky v poznání problematiky pozitivních interakcí včetně zamyšlení nad budoucím vývojem a návrhu dalšího směru výzkumů zpracovali Agrawal et al. (2007) a Brooker et al. (2008).

Pozitivní interakce se uplatňují i v ekologii rostlinných invazí. Dříve převažující názor, že vyšší druhová bohatost rostlinného společenstva snižuje jeho invazibilitu, tedy náchylnost k rostlinným invazím, protože nově příchozí nepůvodní druhy narazí na množství kompetičně silných druhů bránících jejich dlouhodobé existenci v novém biotopu (Lodge, 1993), nelze považovat za obecně platný, protože přítomnost potenciálních „nurse plants“ v invadovaném společenstvu může náchylnost k invazi zvyšovat (Levine & D’Antonio, 1999; Badano et al., 2015). Stejně jako domácí druhy mohou pozitivně působit na druhy nepůvodní (Madrigal-González et al., 2013), mohou i nepůvodní druhy mít pozitivní efekt na domácí (Yang et al., 2009). Závažné důsledky pro původní společenstvo může mít pozitivní působení již úspěšně etablovaných invazních druhů na další, nově příchozí invazní druhy či jedince vlastního druhu, které může vést až k rozkladu původního společenstva (Simberloff & Von Holle, 1999; Reinhart et al., 2006).



**Obr. 2** Grafická interpretace SGH (převzato z le Roux & McGeoch, 2010). (a) Původní předpoklad lineárního průběhu závislosti mezi gradientem nepříznivosti prostředí a výslednou interakcí předpokládá, že s větší nepříznivostí se síla facilitace neustále zvyšuje. (b) Asymptotický průběh závislosti, kdy v nepříznivých podmínkách dominuje facilitace, ale s rostoucí nepříznivostí se již její síla nezvyšuje. (c) Závislost předpokládající neutrální interakci mezi druhy v extrémně nepříznivém prostředí v důsledku vyrovnání kompetičního a facilitačního působení. (d) Závislost předpokládající opětovnou dominanci kompetice nad facilitací v extrémním prostředí.

Poznání pozitivních interakcí mezi rostlinami nachází široké praktické využití v lesnictví, agrolesnictví, zemědělství, při obnově vegetace degradovaných lokalit a také v ochraně přírody. V lesnictví se facilitace uplatňuje prostřednictvím krycích dřevin, které zlepšují přežití semenáčků cílových dřevin a jejich následný růst (Clark et al., 2008), časté je její využití v plantážích, kde krycí dřeviny umožňují pěstování stínomilnějších druhů neschopných přežít v otevřené krajině (Otsamo, 1998) či prostřednictvím dalších mechanismů zlepšují výnos cílových dřevin (Sakai et al., 2009). Obdobné uplatnění má facilitace v zemědělství a agrolesnických systémech. Pozitivní interakce mají velký potenciál využití při obnově degradovaných lokalit, a to především v oblastech s nepříznivými až extrémními podmínkami prostředí (Padilla & Pugnaire, 2006), jako jsou např. pouště (Zhao et al., 2007), plochy po těžbě rašeliny (Groeneveld et al., 2007) či oblasti postihované požáry (Santiago-García et al., 2008). Při obnově dřevinné vegetace umožňuje využití „nurse plants“ uchycení pozdně sukcesních druhů a obnova je tak urychlena (Gómez-Aparicio et al., 2004; Gómez-Aparicio, 2009). V ochraně přírody umožňuje poznání pozitivních interakcí identifikovat klíčové druhy či vegetační prvky, jejichž prvořadá ochrana zajistí či usnadní přežití i dalším druhům rostlin (García et al., 2000) a pomáhá tak nasměrovat úsilí ochrannářských aktivit a snižuje vynaložené prostředky.

### **3.2 Dokumentace výskytu facilitace na Sokotře v literatuře**

Proč předpokládat, že na Sokotře mohou pozitivní interakce mezi rostlinami hrát významnou roli? Jak již bylo vysvětleno v předchozí kapitole, řada výzkumů přináší důkazy podporující SGH, tedy předpoklad většího výskytu pozitivních interakcí v prostředí s nepříznivými podmínkami (Bertness & Callaway, 1994). V souladu s touto hypotézou pochází většina studií informujících o facilitaci mezi rostlinami z aridních prostředí (Bonanomi et al., 2011) a právě tento typ podmínek je charakteristický i pro Sokotru (Scholte & De Geest, 2010). Ve vegetaci Sokotry navíc najdeme prvky pocházející z původně souvislého pásu vegetace, který patrně pokrýval oblast celé severní Afriky a jihozápadní Asie, ale kvůli klimatickým změnám započatým v oligocénu spojených s vysycháním těchto oblastí a jejich postupnou přeměnou v pouště došlo k jeho ústupu (Axelrod, 1975). Zbytky této vegetace se zachovaly pouze v oblastech, kde změna klimatu nebyla tak extrémní, mimo jiné na ostrovech přiléhajících k Africkému kontinentu (Axelrod, 1975). Důkazem podporujícím tento předpoklad je

nápadná disjunkce některých blízce příbuzných druhů vyskytujících se na Sokotře a ostrovech Makaronésie (Mies, 1995; Thiv et al., 2010; Banfield et al., 2011; Brown & Mies, 2012). Vegetace Sokotry tak obsahuje i relikty třetihorního původu (Brown & Mies, 2012) a jak ukázali Valiente-Banuet et al. (2006), tyto staré druhy původně žijící ve vlhčím klimatu, než nyní panuje v oblastech jejich rozšíření, často nacházejí útočiště v mikroklimatu, který vytváří modernější, k suchu tolerantnější druhy ve své blízkosti. Na Sokotře v současné době nenajdeme žádné původní velké savce a je pravděpodobné, že zde ani nikdy v minulosti nebyli přítomni (Cheung et al., 2006). Od doby prvního většího osídlení Sokotry v pozdním holocénu před přibližně 3 000 roky (Černý et al., 2009) je však vegetace ostrova ovlivňována pastvou dobytka, především krav, ovcí a koz (Van Damme & Banfield, 2011), a je tak pravděpodobné, že mnohé pro dobytek atraktivní druhy rostlin nacházejí útočiště v zákrytu hustě větvených, trnitých či dobytek odpuzujících druhů.

V literatuře týkající se ekologie vegetace Sokotry najdeme řadu explicitně uvedených příkladů pozitivních interakcí mezi rostlinami (chybí však studie analyzující facilitaci dominantním stromovitým druhem, dračincem rumělkovým) a dále i zmínky o procesech naznačujících možné další pozitivní interakce. Jedním z mechanismů facilitace je modifikace vlastností půdního substrátu. Brown & Mies (2012) zmiňují, že *Pulicaria stephanocarpa*, endemický polokeř typický pro pobřežní pláně některých oblastí Sokotry, pod sebou hromadí organický materiál a usnadňuje tak růst jednoletým rostlinám, mimo jiné druhům *Zygophyllum simplex* a *Arnebia hispidissima*. Ve stejném biotopu byly pro růst rostlin příhodnější vlastnosti substrátu, konkrétně obsah živin, humusu a vhodnější půdní textura, zaznamenány i pod keři *Croton socotranus* (Mies, 2001; Brown & Mies, 2012). Mies (2001) uvádí, že na slaniscích ve vnitrozemí ostrova se pod většími halofilními keři ukládá množství opadu a vytváří tak méně zasolené mikrostanoviště, kde mohou růst i druhy k soli méně tolerantní, a dále zmiňuje i obohacování půdy dusíkem prostřednictvím na Sokotře hojných bobovitých rostlin. Obnova rostlin v oblastech zasažených větrnou erozí půdy, ke které dochází v důsledku značného narušení vegetačního krytu nadměrnou pastvou, je úspěšnější v blízkosti vytrvalých rostlin bránících odnosu půdy (Brown & Mies, 2012).

Častým příkladem facilitace na Sokotře je asociace některých druhů s keři poskytujícími ochranu proti spásání. Ve vyšších nadmořských výškách hor Sokotry je typickým druhem pasených stanovišť *Cocculus balfourii*, neprostupné křoviny tvořící druh s typickými ostnem zakončenými fylokladii, který díky efektivní ochraně před

herbivory poskytuje ve svém podrostu útočiště mnoha dalším druhům rostlin (Mies, 2001; Brown & Mies, 2012). Pastva významně ohrožuje zmlazování druhu *Dendrosicyos socotrana* – tento jediný stromovitý zástupce čeledi *Cucurbitaceae* je endemitem Sokotry a sousedního ostrova Samha a kromě dobytku nedostupných lokalit se úspěšně zmlazuje pouze pod ochranou dalších, především trnitých druhů rostlin (Brown & Mies, 2012). Miller & Morris (2004) uvádějí časté spojení semenáčků *Dendrosicyos socotrana* s hustě větveným, kolcovitým keřem *Lycium sokotranum* a se sukulentním, dobyt看 nepaseným keřem *Cissus subaphylla*. V době nedostatku jiného krmiva pro dobytek odstraňují pastevci pomocí ohně vnější pokožku stonků *Cissus subaphylla* a *Cissus hamaderoensis*, která je nepoživatelnou částí rostlin, a tato nešetrná úprava často vede k úhynu celých keřů a mladé rostliny asociovaných druhů ztrácejí svůj ochranný biotop (Miller & Morris, 2004). Mezi druhy nejvíce ovlivněné touto ztrátou patří spolu s *Dendrosicyos socotrana* také *Maerua angolensis* a druhy rodů *Capparis*, *Croton* a *Commiphora* (Miller & Morris, 2004). *Lycium sokotranum* poskytuje významnou ochranu také kriticky ohroženému endemitu *Cadaba insularis* (Van Damme & Banfield, 2011).

Vytváření příhodného mikroklimatu je zmiňováno ve spojení se stromovitým pryšcem *Euphorbia arbuscula*, jehož hustě větvená deštníkovitá koruna poskytuje stín, snižuje teplotní extrémy a brání rychlému vysychání substrátu a umožňuje tak růst řadě druhů bylin v podrostu (Mies, 2001; Van Damme & Banfield, 2011). Brown & Mies (2012) zmiňují, že hustý vegetační kryt chrání před teplotními extrémy a vysycháním substrátu je pravděpodobně potřebný pro úspěšnou obnovu kadidlovníku *Boswellia elongata*.

V případě dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*), stromovitého druhu, jehož potenciální pozitivní vliv na další rostliny je předmětem této disertační práce, lze v literatuře najít informace vypovídající o jeho dvojité roli – dračinec je zmiňován jako možná „nurse plant“ (Mies & Beyhl, 1996), ale rovněž patrně pro svou úspěšnou regeneraci potřebuje kryt jiných rostlin (Mies, 2001; Miller & Morris, 2004). Typická deštníkovitá koruna dračinců složená z opakovaně dělených segmentů větví, na jejichž koncích jsou husté růžice dlouhých mečovitých listů, umožňuje sběr vzdušné vlhkosti kondenzací rosy či zachycováním kapiček mlhy (Beyhl, 1996). Zachycená voda se stokem po kmeni či okapem z koruny dostává do půdy v podkorunovém prostoru, kde ji mohou využít další druhy rostlin. Husté koruny navíc poskytují výrazný stín, snižují vysoké teploty a omezují výpar vody z půdy. Množství listového opadu obohacuje půdu

o organické látky a rovněž krytím povrchu půdy omezuje výpar. Dopad těchto procesů na druhové složení a diversitu rostlinného společenstva v podrostu dračinců dosud nebyl empiricky studován a je rozveden v dalších kapitolách disertační práce. Na významné ovlivnění vegetace přítomností dračince lze usuzovat z popisu, který uvádí Mies & Beyhl (1996) – autoři v podrostu dračinců našli humidní podmínky a prospívající porost mezofilních bylin (*Commelina* spp., *Exacum affine*) a travin, zatímco v osluněném prostoru mezer mezi stromy panovalo sucho a nebyly přítomny žádné dosud zelené rostliny.

Problematika odumírání populací dračince na Sokotře v důsledku nedostatečného zmlazení byla popsána již v řadě studií (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013) a tento nepříznivý stav je přisuzován současnému působení postupující aridifikace klimatu ostrova a nadměrné pastvy (Brown & Mies, 2012). Význam „nurse plants“ pro úspěšné odrůstání semenáčků dračince v pasených oblastech zmiňuje Mies (2001), který zdůrazňuje význam trnitých keřů poskytujících semenáčkům v nejcitlivější životní fázi ochranu před poškozením a současně stinné stanoviště, které je chladnější a vlhčí než okolí. Obdobný význam přisuzují Miller & Morris (2004) hustému podrostu keřů, který však v mnohých reliktních populacích dračince chybí. Důležitost krycích rostlin pro zmlazení dračince naznačuje i pozorování úspěšně vzešlých semenáčků (Obr. 3A), které však následně hynou vlivem sucha či pastvy (Obr. 3B; Miller & Morris, 2004). Přítomnost vhodné „nurse plant“ by úhynu mohla zabránit.



**Obr. 3** A) Úspěšně vzešlé semenáčky dračince. B) Semenáček dračince uhynulý pravděpodobně vlivem sucha.



### 3.3 Facilitace a prostorové vztahy mezi dřevinami

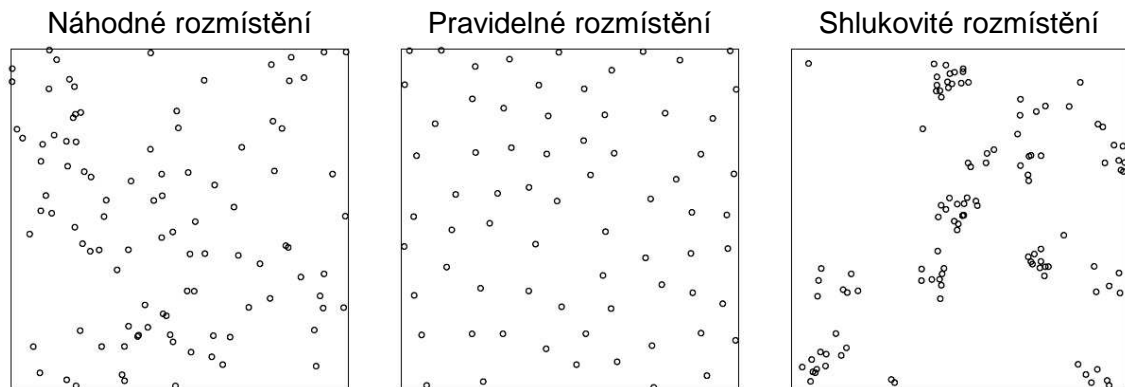
Prostorové rozmístění (tzv. spatial pattern) jedinců v rostlinném společenstvu je dáno podmínkami přírodního prostředí a vzájemnými vztahy mezi jedinci (Watt, 1947). V rozmístění rostlin na dané lokalitě se tak odráží variace zejména půdních a mikroklimatických faktorů a rovněž reliéfu terénu (Watt, 1947). Pokud jsou iniciální přírodní podmínky lokality v celém jejím rozsahu homogenní, je prostorové rozmístění jedinců ve společenstvu především výsledkem vnitrodruhových a mezidruhových interakcí a modifikace podmínek prostředí rostlinami (Watt, 1947). Lze tak hovořit o prostorové samoorganizaci rostlinného společenstva (Rietkerk et al., 2002). Úzká sepnutost rozmístění jedinců s procesy uplatňovanými ve společenstvu umožňuje odvození fundamentálních procesů formujících společenstvo na základě analýzy prostorového uspořádání jedinců (Dale, 2000). Zákonitosti (např. pravidelnost či shlukovitost, Obr. 4) v prostorovém rozmístění jsou někdy na první pohled zřejmé, jindy jsou však při zblžném pohledu skryté nebo mohou být značně komplikované a k jejich odhalení je třeba provést podrobnou statistickou analýzu prostorových vztahů (Dale, 2000).

Relativně jednoduchá struktura rostlinných společenstev aridních oblastí, ve které se plochy osídlené vegetací střídají s plochami obnažené půdy bez vegetačního pokryvu (Rietkerk et al., 2002), je častým předmětem studií prostorového rozmístění rostlin a procesů, které jsou za pozorované rozmístění odpovědné (Fowler, 1986; Deblauwe et al., 2008). Jedny z prvních studií věnovaných této problematice si všímaly pravidelného rozmístění dřevin v pouštních a polopouštních oblastech a za hlavní příčinu tohoto jevu považovaly kompetici rostlin o omezené zdroje vody (Beals, 1968; Woodell et al., 1969; King & Woodell, 1973). Postupný vývoj poznání ukázal, že mladé rostliny mají často tendenci růst ve shlucích, např. z důvodu hromadného klíčení na mikrostanovištích s příhodným mikroklimatem či omezeného šíření semen, a tyto shluky jsou později v důsledku kompetice mezi odrůstajícími rostlinami redukovány, výsledné rozmístění jedinců je pak náhodné a vlivem kompetice mezi dospělými rostlinami, která se projevuje na větší vzdálenost, může postupně přejít až v pravidelné (Phillips & MacMahon, 1981; Fowler, 1986; Skarpe, 1991). Zvyšující se zájem o pozitivní interakce (facilitaci) mezi rostlinami a rostoucí počet konkrétních příkladů těchto interakcí (Hunter & Aarssen, 1988; Callaway, 1995; Bruno et al., 2003; Brooker et al., 2008; Pugnaire et al., 2011) vedl k postupnému začlenění facilitace do rámce

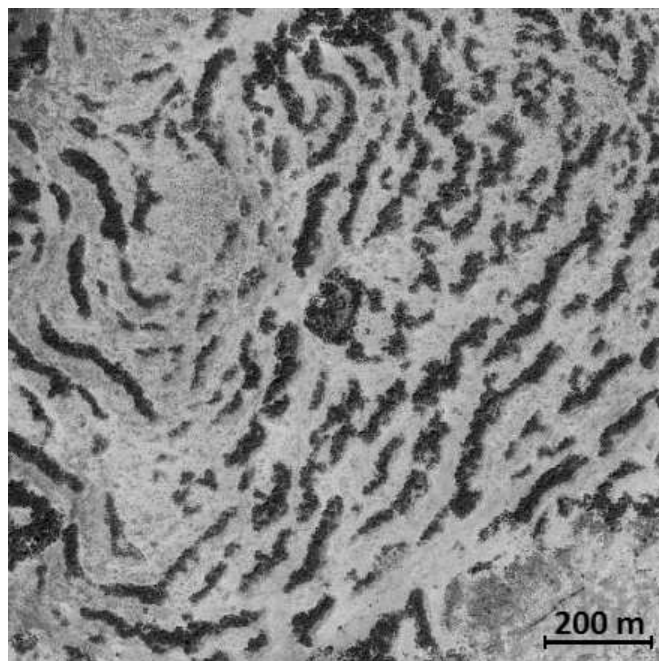
ekologických teorií (Bruno et al., 2003; Lortie et al., 2004) a facilitace začala být rozeznávána jako jeden z procesů ovlivňujících prostorové rozmístění jedinců v rostlinných společenstvech (Fowler, 1986; Callaway, 1995). V důsledku facilitace dochází k agregaci rostlinných jedinců (Callaway, 1995) a výsledkem je jejich shlukovité rozmístění (Haase et al., 1996; Eccles et al., 1999; Tirado & Pugnaire, 2003; Jia et al., 2011). Protože se však pozitivní interakce mezi rostlinami neodehrávají odděleně od negativního působení (Callaway & Walker, 1997; Holmgren et al., 1997) a přírodní podmínky, i když v rámci lokality homogenní, mohou být anizotropní vzhledem k působení některého faktoru (stanoviště např. může být vystaveno působení relativně stálého směru větru (Borthagaray et al., 2010) nebo se může projevovat jednosměrný odtok vody vzhledem ke sklonu svahu (Lefever & Lejeune, 1997)), může se facilitace spolupodílet i na vytváření komplikovanějších typů uspořádání rostlin. Typickým příkladem pravidelného rozmístění vegetace v aridních a semi-aridních ekosystémech jsou periodicky se střídající pruhy vegetace a obnažené či pouze sporadicky porostlé půdy (Obr. 5), na které poprvé upozornil Macfadyen (1950) a které byly díky své podobnosti se vzorem na tygří srsti později nazvané „brousse tigrée“ či „tiger bush“ (Clos-Arceud, 1956). Tento pattern se vyskytuje v suchých oblastech celého světa (Valentin et al., 1999) a jedním z modelů vysvětlujícím jeho vznik je facilitační působení stínu korun dřevin, které se uplatňuje na krátkou vzdálenost, doplněné konkurencí o vodu, která se díky bočním kořenům projevuje ve vzdálenosti přesahující oblast vertikální projekce korun (Lefever & Lejeune, 1997; Lejeune et al., 1999; Couteron & Lejeune, 2001). Jiné modely vysvětlují vznik tohoto uspořádání vegetace pomocí lepších podmínek pro vsakování vody panujících pod vegetací a existence zpětné vazby mezi hustotou vegetace a vsakováním vody, která je tak rostlinám k dispozici v plochách s výskytem vegetace, ale pouze v omezené míře je dostupná na plochách s obnaženou půdou (Klausmeier, 1999; HilleRisLambers et al., 2001; Rietkerk et al., 2002; Kéfi et al., 2010).

Z předchozího textu je patrné, že na základě studia prostorového rozmístění rostlin lze usuzovat na procesy, které toto rozmístění určují. Pozitivní interakce mezi rostlinami se obvykle projevují vytvářením shlukovitého rozmístění a prostorovou analýzu lze použít pro jejich detekci, avšak je nutné zvážit i vliv dalších možných mechanismů na utváření struktury společenstev, protože shodný pattern může být výsledkem působení různých procesů (Rietkerk & van de Koppel, 2008). Vždy je

rovněž důležité vzít v úvahu možnou heterogenitu přírodních podmínek (Couteron & Kokou, 1997) a prostorové měřítko, na kterém je analýza provedena (Levin, 1992).



**Obr. 4** Základní typy prostorového rozmístění jedinců v populaci (převzato z Baddeley, 2010).



**Obr. 5** Příklad složitějšího prostorového uspořádání vegetace v podobě periodicky se střídajících pruhů vegetace a obnažené či pouze sporadicky porostlé půdy – tzv. „tiger bush“ v jihozápadním Nigeru (Google Inc., 2013).

### 3.4 Role kamenů v prostorovém uspořádání rostlin

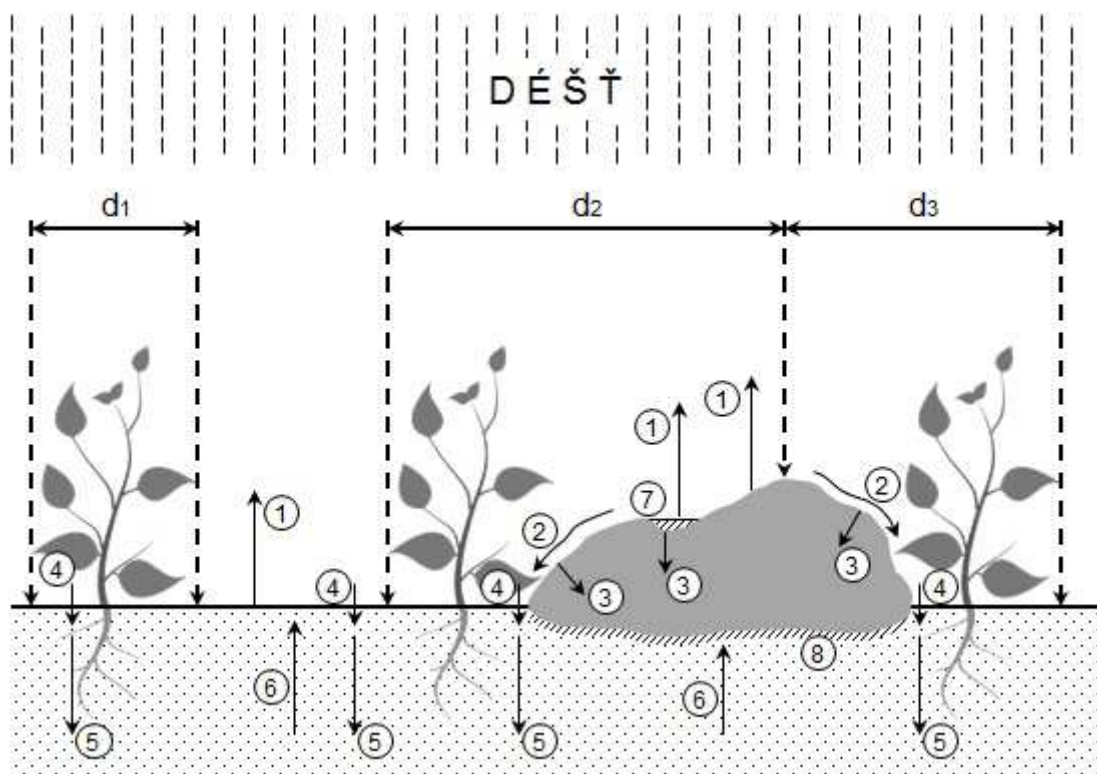
Lepší podmínky pro klíčení, růst a přežití mohou rostliny nacházet nejen v blízkosti dalších rostlin, ale i v blízkosti neživých objektů, jako jsou zejména kameny (Poesen & Lavee, 1994) či klády a jiné hrubé části odumřelých rostlinných těl (O'Hanlon-Manners & Kotanen, 2004). Pro takový typ objektů navrhli Flores & Jurado (2003) termín „nurse objects“. Toto označení bylo použito již dříve (Parker, 1987), avšak zahrnovalo kromě neživých objektů i „nurse plants“. Důležitost terminologického rozlišování „nurse plants“ a „nurse objects“ je podpořena i názorem, že pro pozitivní ovlivňování rostlin přítomností neživých objektů by neměl být používán termín *facilitace*, protože ten označuje biotickou interakci mezi organismy (Carlucci et al., 2011). Účinky neživých struktur na okolní rostliny se omezují pouze na fyzikální a mechanické působení, zatímco rostliny ovlivňují své sousedy i biologicky (Hausmann et al., 2010). Rostliny asociované s kameny nejsou vystaveny možné kompetici o zdroje ze strany „nurse plant“ (Olofsson et al., 1999) a z tohoto důvodu může být spojení s kameny pro rostliny výhodnější, než spojení s rostlinami (Peters et al., 2008). Kameny například mohou poskytovat vlhké prostředí, aniž by omezovaly intenzitu slunečního záření (Reyes-Olivas et al., 2002; Peters et al., 2008) či modifikovaly jeho spektrum (Schmitt & Wulff, 1993).

Pozitivní vliv kamenů („nurse rocks“) na rostliny v jejich blízkosti byl zdokumentován již ve starších studiích, zejména v souvislosti se semenáčky kaktusů (např.: Niering et al., 1963; Turner et al., 1966; Steenbergh & Lowe, 1969), avšak většina studií na toto téma vznikla teprve v nedávné době (Carlucci et al., 2011). Obdobně jako v případě „nurse plants“ pochází množství studií o pozitivním vlivu kamenů na rostliny z oblastí, kde extrémní přírodní podmínky limitují rozvoj vegetace a kde i malé zlepšení podmínek může být pro rostliny velkým přínosem. Řada pozorování pozitivního vlivu kamenů na rostliny tak pochází z pouští (např.: Niering et al., 1963; Turner et al., 1966; Steenbergh & Lowe, 1969; Nobel et al., 1992; Reyes-Olivas et al., 2002), aridních a semiaridních křovin (Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991; Peters et al., 2008), mediteránních ekosystémů (Noy-Meir, 2001; Buisson et al., 2015) nebo horských, polárních a subpolárních oblastí (Jumpponen et al., 1999; Resler et al., 2005; Hausmann et al., 2010). Asociace rostlin s kameny je známá i z lokalit, kde extrému prostředí zvyšuje nebo způsobuje vysoký tlak herbivorů (Milchunas & Noy-Meir, 2002; Smit et al., 2005; Clark et al., 2015).

Přítomnost kamenů může na rostliny působit prostřednictvím řady mechanismů. Kameny ovlivňují některé hydrologické procesy spojené s povrchovými vrstvami půdy a v jejich okolí a pod nimi se udržuje vyšší vlhkost půdy (Obr. 6; Poesen & Lavee, 1994). Voda dopadající na kámen v podobě kapek během dešťových srážek jednak stéká z povrchu kamene, část vody se může akumulovat v povrchových prohlubních kamene, případně může být absorbována do pórů kamene, a část vody se z povrchu kamene vypaří (Poesen & Lavee, 1994). V blízkosti kamene se koncentruje voda stékající z jeho povrchu a do půdy se zde dostává větší množství vody, než jako je tomu v půdě mimo dosah kamene (Poesen & Lavee, 1994; Göransson et al., 2014). Přítomnost kamene brání výparu z půdy a pod jeho spodní plochou se rovněž hromadí voda, která sem vystoupala z hlubších vrstev půdy díky kapilárnímu zdvihu (Poesen & Lavee, 1994). Protože kameny chrání půdu před dopadajícím slunečním zářením, je teplota půdy pod nimi nižší, než tomu je u nekryté půdy, a tento teplotní rozdíl způsobuje v dostatečně vyschlé půdě, kde se voda vyskytuje především v podobě páry, horizontální tok tepla a vodní páry z půdy v okolí kamene směrem pod kámen, kde může docházet ke kondenzaci vodní páry (Jury & Bellantuoni, 1976a, 1976b). Na svrchní straně kamenů může dojít díky jejich vychladnutí v průběhu noci ke kondenzaci vody v podobě rosy, která následně stéká z kamenů do půdy a představuje tak další obohacení půdního prostředí o vodu (Lahav & Steinberger, 2001; Uclés et al., 2015). Ve srovnání s povrchem půdy může být povrch kamene vhodnějším médiem pro tvorbu rosy (Uclés et al., 2015), avšak záleží i na složení horniny tvořící kámen a konkrétních klimatických podmínkách, protože v případě, kdy v průběhu noci nedochází k dostatečnému vychladnutí kamenů, může se na nich naopak kondenzovat méně rosy než na povrchu chladnější půdy (Kidron et al., 2000; Li, 2002). Příhodné vlhkostní podmínky v okolí kamenů a doba jejich trvání jsou pozitivně ovlivněny i stínem, který vrhají zejména vyšší kameny, a který prostřednictvím snížení teploty redukuje výpar z půdy (Fowler, 1988; Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). Kameny představují také bariéru pro vítr a omezením jeho vlivu je rovněž snižována rychlost evaporace (Noy-Meir, 2001).

Jak již bylo zmíněno, půda v blízkosti kamenů je kromě deště, který na ni přímo dopadá, obohacena navíc o dešťovou vodu stékající z povrchu kamenů (Poesen & Lavee, 1994; Göransson et al., 2014). Protože dešťová voda obsahuje rozpuštěný atmosférický dusík, je přísun většího množství dešťové vody do okolí kamenů spojen i s vyšším obsahem dusíku v půdě v bezprostřední blízkosti kamenů, což může, zejména v

oblastech s nedostatkem dusíku v půdě, představovat pro rostliny v okolí kamenů značný benefit (Göransson et al., 2014). Jiný proces obohacování půdy dusíkem v blízkosti kamenů a zejména pod nimi byl objeven v Negevské poušti v Izraeli, kde plži v noci a brzy ráno, když je na kamenech rosa, požírají endolitické lišejníky rostoucí na vápencích a následně se přes den ukrywají pod kameny, kde defekují a obohacují půdu o dusík akumulovaný lišejníky, který využívají rostliny kořenicí pod kameny (Jones & Shachak, 1990). Půdní vlastnosti pod kameny jsou pozitivně ovlivněny i mikrobiální aktivitou, která je zde díky příznivějším vlhkostním poměrům vyšší než mimo kameny a přetrvává déle do suchého období (Lahav & Steinberger, 2001). Kameny chrání půdu před větrnou erozí (Cerdà, 2001) a mohou ji chránit i před erozním působením vody, v tomto případě však záleží i na vlastnostech půdy, reliéfu a dalších faktorech (Poesen et al., 1994; Cerdà, 2001).



**Obr. 6** Vliv kamene na základní hydrologické procesy ve svrchní vrstvě půdy (upraveno podle: Poesen & Lavee, 1994; Göransson et al., 2014).  $d_{1-3}$  – průměr oblasti, ze které je voda k dispozici dané rostlině, 1 – výpar, 2 – odtok po kameni, 3 – absorpce kamenem, 4 – infiltrace, 5 – perkolace, 6 – kapilární zdvih, 7 – zachycení vody v povrchových prohlubních kamene, 8 – voda nahromaděná pod kamenem.

Přítomnost kamenů chrání rostliny nejen před klimatickými extrémami, ale i před působením ohně (Price et al., 2003; Signell & Abrams, 2006) a některými herbivory, kdy kameny představují mechanickou bariéru a rostliny jsou jimi částečně chráněny jak proti spásání (Noy-Meir, 2001; Milchunas & Noy-Meir, 2002), tak proti sešlapu většími zvířaty (Clark et al., 2015). V případě menších savců, jako jsou například hlodavci, může asociace rostliny s kamenem ztěžovat zvířeti její nalezení (Niering et al., 1963; Steenbergh & Lowe, 1969).

Nahloučení rostlin v okolí kamenů není vždy výsledkem příznivějších podmínek prostředí, ale může k němu docházet i v důsledku zanášení semen do blízkosti kamenů ptactvem či savci (Carlucci et al., 2011), kteří zde odpočívají nebo nacházejí úkryt. Kameny mohou fungovat i jako tzv. pasti na semena a zachycovat semena šířená větrem či unášená vodou (Hausmann et al., 2010).

Podobný účinek jako kameny mají na rostliny i skalní výchozy, na rozdíl od kamenů zde však rostliny nemohou využívat procesy spojené se spodní plochou kamenů. V regionálním měřítku může pozitivní efekt skal hrát významnou roli pro přežití celých společenstev rostlin, jako je tomu například v případě reliktní mediteránní vegetace, která v některých oblastech Izraele, Jordánska a Sinaje ve spojení se skalami přežívá v oblastech, kde jinak v současnosti panuje pouštní klima neumožňující rozvoj tohoto typu vegetace (Danin, 1999). Zvyšující se poměr mezi pokryvností skalních výchozů a půdy může z pedologického pohledu snižovat ariditu prostředí, i když klimaticky definovaná aridita roste (Yair, 1990).

V případě Sokotry je zmiňován výskyt některých druhů, zejména kapradin, v blízkosti kamenů či v puklinách skal, kde tyto rostliny nachází vlhčí prostředí díky stinným podmínkám a případně i ochranu proti spásání dobyt看em (Brown & Mies, 2012).

## 4. Vazba rostlinných druhů podrostu na dračinec

### 4.1 Metodika

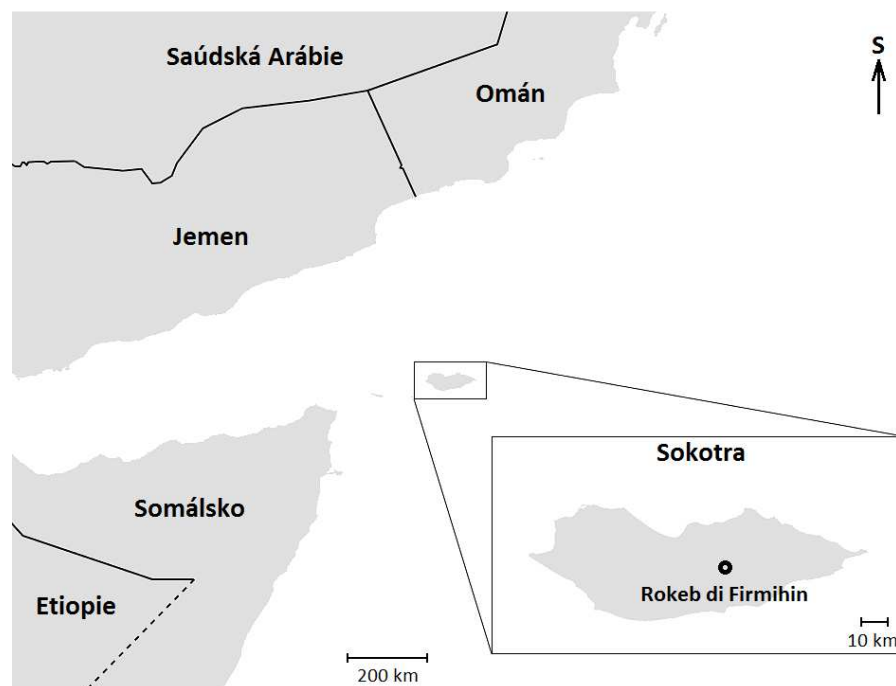
#### 4.1.1 Poloha a přírodní podmínky zájmové lokality

Souostroví Sokotra, součást Jemenské republiky, se nachází v severozápadní části Indického oceánu, kde leží severovýchodně od Somálského poloostrova (tzv. Afrického rohu) a jižně od Arabského poloostrova (Obr. 7). Souostroví tvoří kromě hlavního ostrova Sokotra, který dal souostroví jméno, další tři ostrovy (Abd al Kuri, Samhah, Darsah) a dva ostrůvky v podobě izolovaných skal vystupujících z moře (Ka'al Fir'awn, Saboniya). Hlavní ostrov je od Somálska vzdálen přibližně 230 km, vzdálenost od jemenské pevniny dosahuje přibližně 350 km. Rozloha ostrova Sokotra je cca. 3 600 km<sup>2</sup> a celého souostroví cca. 3 800 km<sup>2</sup>.

Studie byla provedena v oblasti ostrova Sokotra známé jako Rokeb di Firmihin či zkráceně jen jako Firmihin. Jedná se o vápencovou plošinu ležící mírně na východ od centrální části ostrova. Zeměpisné souřadnice pomyslného středu oblasti Firmihin jsou 12° 29' 18,33" s. š., 54° 00' 56,49" v. d. (Obr. 7). Nadmořská výška se pohybuje přibližně v rozmezí od 390 m n. m. až po 760 m n. m. (Bezděk et al., 2012). Z jihu, východu a západu tvoří přirozené hranice Firmihinu hluboce zařezaná údolí vádí s místy až kolmými, více než 150 m vysokými úbočími. Severní strana plošiny postupně přechází v úpatí pohoří Haggeher. Rozloha oblasti Firmihin dosahuje téměř 700 ha (Adolt et al., 2013). Terén plošiny je členitý, střídají se zde menší hřbety a ploché oblasti. Dominantní horninou je vápenec, časté jsou skály a velké ostrohranné balvany. Půdy v zájmové oblasti jsou skeletovité a nejsou příliš dobře vyvinuté, hlubší půdy najdeme obvykle pouze v plochem terénu přiléhajícím ke svahům, kde se akumuluje erodovaný půdní materiál, případně v dutinách a puklinách skalního podloží, které nápadně vystupuje na řadě míst oblasti a občas vytváří velké plochy vápencových škrapů bez přítomnosti půdy. Průměrná roční teplota oblasti činí 23,4 °C, nejchladnějším měsícem je leden s průměrnou teplotou 21,8 °C a nejteplejším duben, kdy průměrná teplota dosahuje 26,4 °C; průměrný roční úhrn srážek je 344 mm (Habrová et al., 2007). Klima Firmihinu lze celkově charakterizovat jako aridní (Attorre et al., 2007), tedy s nedostatkem srážek. Výskyt dešťů na Sokotře je spjat s působením monzunových větrů a expozicí jednotlivých oblastí vůči letnímu či zimnímu monzunu (Scholte & De Geest, 2010). Na Firmihinu se deště objevují především v době působení



jihozápadního letního monzunu v období od května do září, kdy je oblast pokryta mraky, mohou se však objevit i v době severovýchodního zimního monzunu, především v listopadu (Habrová et al., 2007). Přechodná období mezi letním a zimním monzunem jsou suchá či pouze s nevydatnými srážkami (Habrová et al., 2007). Důležitým prvkem období působení letního monzunu na Firmihinu je tvorba mlhy, která do prostředí přináší přídatnou vlhkost (Scholte & De Geest, 2010). Dominantní typ vegetace Firmihinu byl klasifikován jako „*Buxanthus pedicellatus*–*Dracaena cinnabari* woodland“ (Brown & Mies, 2012). Jedná se o rozvolněný porost stromovitých dřevin s výraznou dominancí *Dracaena cinnabari* s příměsí dalších dřevin (*Boswellia* spp., *Commiphora* spp., *Euphorbia* spp.). Výrazně je vyvinuto keřové patro tvořené druhy *Buxanthus pedicellatus*, *Croton socotranus*, *Jatropha unicostata*, *Lycium sokotranum* a množstvím dalších. Nápadným prvkem je přítomnost liánovitého sukulentního keře *Cissus hamaderoensis*. Porost dračince rumělkového na Firmihinu představuje nejrozsáhlejší a nejzachovalejší komplex tohoto typu vegetace na Sokotře, přesto je však nápadná nepřítomnost mladých jedinců dračince a postupné odumírání starších stromů. Celá oblast je vystavena působení pastvy dobytka, především koz a ovcí a v menší míře i oslů a velbloudů. Nadměrná pastva spolu s dlouhodobým vysoušením klimatu je pravděpodobně příčinou nedostatečného zmlazování dračince (Brown & Mies, 2012), který tak má značně nejistou budoucnost. Adolt & Pavliš (2004) odhadují, že se populace dračince na Firmihinu dostane do stádia výrazného rozpadu za 30–77 let.



**Obr. 7** Poloha ostrova Sokotra a planiny Firmihin (upraveno podle: Google Inc., 2015).

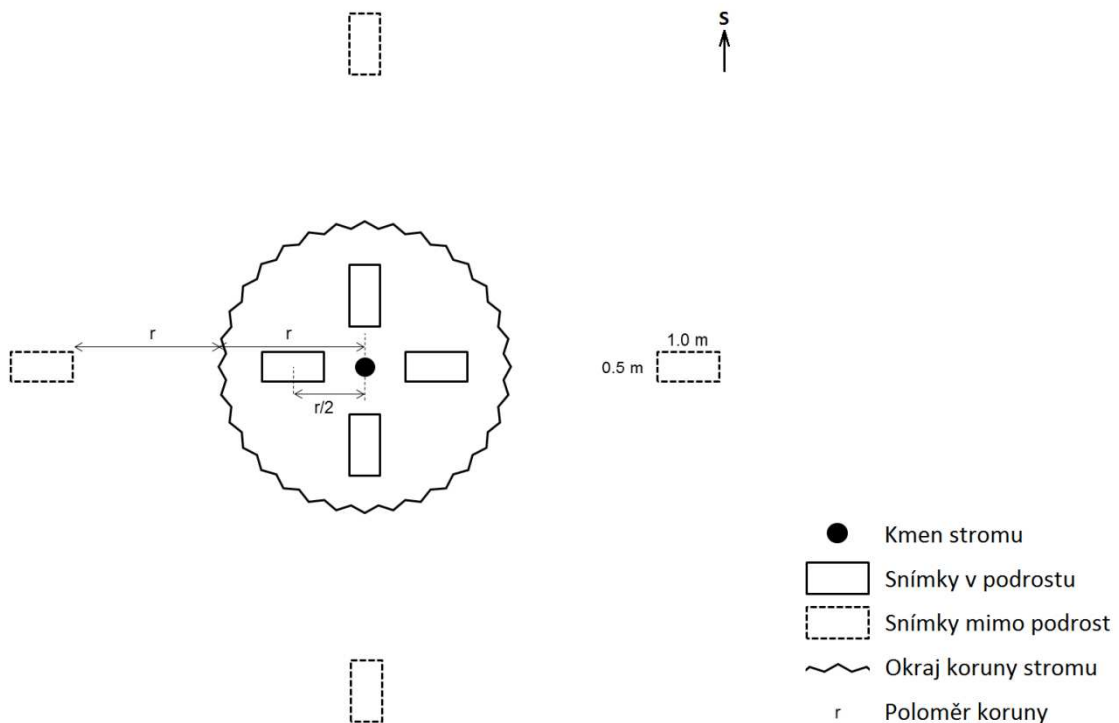
## 4.1.2 Sběr dat

### Sběr dat o druhovém složení vegetace

Sběr dat o vegetaci byl uskutečněn v bodech, které byly náhodně rozmístěny v oblasti celého Firmihinu pomocí prostorově stratifikovaného výběru s pravidelným mozaikováním (tzv. regular tessellation by congruent squares) (Adolt et al., 2013) a které byly zároveň základem inventarizace dračinců v letech 2010–2011. Bližší informace o postupu generování těchto bodů uvádí Adolt et al. (2013). Sběr dat o složení vegetace pod korunovou projekcí dračinců a v okolním nekrytém prostoru byl s ohledem na časovou náročnost sběru dat proveden na celkem 34 bodech (na každém bodě pomocí 8 vegetačních snímků, tj. celkem sebráno 272 snímků – podrobnosti viz níže).

V okolí každého bodu byl nalezen nejbližší od ostatních stromů izolovaný dračinec rostoucí v plochem terénu. Za izolovaný byl strom považován, pokud vzdálenost mezi okrajem jeho koruny a okrajem koruny nejbližšího stromu byla přibližně rovna alespoň vzdálenosti odpovídající součtu poloměrů korun obou stromů. Stromy, v jejichž blízkosti se nacházely skály či velké bloky horniny, nebyly vybrány z důvodu možného vlivu těchto objektů na vegetaci. Obdobně byly vynechány stromy rostoucí ve svahu. Složení vegetace pod zvolenými stromy a v jejich okolí bylo zachyceno pomocí vegetačních snímků. Za účelem získání informace o složení podrostu byly v podkorunovém prostoru každého z dračinců umístěny celkem 4 snímky o rozměrech 1,0 m × 0,5 m, každý z nich byl umístěn v jednom z hlavních zeměpisných směrů (sever, jih, východ, západ) od kmene, a to tak, aby delší strana snímku směřovala od kmene k okraji koruny a střed snímku ležel uprostřed poloměru koruny (Obr. 8). Vegetace otevřeného prostoru mimo vliv koruny dračince byla zachycena pomocí další čtveřice snímků o shodné velikosti a orientaci, jako snímky předchozí. Snímky byly umístěny tak, aby vzdálenost jejich hrany přiléhající k danému stromu od okraje koruny tohoto stromu byla ve vzdálenosti rovnající se poloměru koruny stromu (Obr. 8). V každém ze snímků byl zaznamenán počet jedinců všech druhů bylin, polokeřů, keřů a semenáčků stromů. Rostliny byly považovány za součást snímku pouze v případě, pokud byly zakořeněny uvnitř snímku. U druhů vykazujících klonální růst byly za jedince považovány rostliny, které již měly vyvinuté vlastní kořeny. Trávy nebyly do studie zahrnuty, protože většina z nich měla výrazně spasenu nadzemní část a znaky pro jejich spolehlivé určení často nebyly vyvinuté. Problematické by bylo v případě trav

rovněž rozlišení jedinců. Určení jednotlivých druhů bylo provedeno s použitím taxonomického pojetí a nomenklatury podle Miller & Morris (2004). Sběr dat proběhl v průběhu dvou návštěv Sokotry v druhé polovině září 2010 a na přelomu ledna a února 2011. Během první návštěvy byla sebrána data v okolí 20 stromů, dalších 14 stromů bylo zpracováno v průběhu druhé návštěvy. Celkem tak bylo pořízeno 272 vegetačních snímků. Data z jednotlivých čtveřic snímků umístěných v podrostu a otevřeném prostoru byla pro následné zpracování sloučena a vznikl tak soubor 34 ploch umístěných v podrostu a dalších 34 ploch umístěných v otevřeném prostoru. Účelem snímkování pomocí čtveřic snímků a jejich následným sloučením bylo získání reprezentativnějších dat. Vegetace v září 2010, na konci deště přinášejícího letního monzunu, byla velmi dobře rozvinutá a kromě vytrvalých druhů v ní bylo i množství druhů jednoletých. Během druhé části sběru dat na přelomu ledna a února 2011 byly již povětrnostní podmínky sušší, vegetace však byla stále dobře vyvinutá s výjimkou 4 jednoletých druhů, které proto byly vynechány z některých analýz (viz podkapitola 4.1.3 Analýza dat).



**Obr. 8** Schéma uspořádání snímků vegetace v podrostu dračince a mimo něj.

## Stanovení korunového zápoje

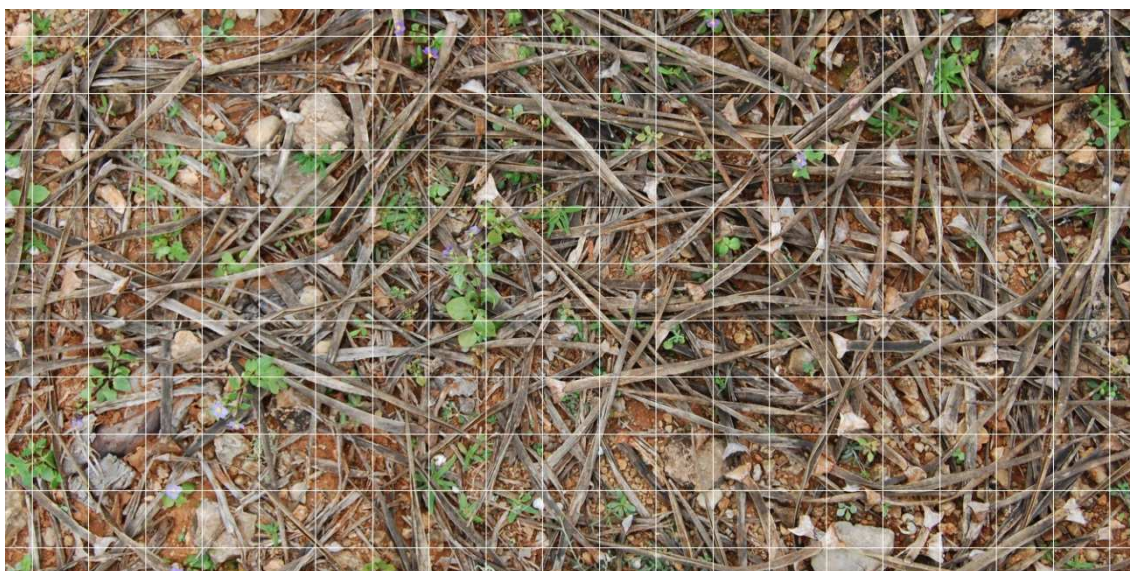
Nejpravděpodobnějším mechanismem, kterým *Dracaena* pozitivně působí na druhy ve svém podrostu, je poskytování příhodnějšího mikroklimatu pro přežití rostlin prostřednictvím stínu, který snižuje vysoké teploty a tím i půdní výpar, spolu se schopností zachycování horizontálních srážek, které obohacují podrost přídatnou vlhkostí. Lze předpokládat, že efektivita stínění a stejně tak vyčesávání srážek je pozitivně korelována s hodnotou korunového zápoje – čím větší část oblohy je zakryta sítí větví a listů, tím humidnější mikroklima lze očekávat v podkorunovém prostoru. Z tohoto důvodu byla pro každý strom a jeho okolí zjištěna hodnota korunového zápoje, která byla později použita jako jedna z proměnných prostředí vysvětlujících pozorované rozdíly ve složení vegetace. Ve středu každého snímku vegetace byla pořízena hemisférická fotografie zachycující korunovou vrstvu (Obr. 9). Fotografie byly pořízeny ve výšce 0,5 m nad zemí pomocí digitálního fotoaparátu Canon EOS 550D s širokouhlým objektivem typu „rybí oko“, konkrétně se jednalo o objektiv Sigma 4,5 mm f/2,8 EX DC HSM Circular Fisheye. Získané fotografie byly analyzovány pomocí programu WinScanopy verze 2008a Reg (Regent Instruments Canada Inc.). Korunový zápoj byl stanoven jako procentuální podíl oblohy zakrytý vegetací. Pro každou čtveřici vegetačních snímků podrostu a otevřené plochy byl korunový zápoj vypočítán jako aritmetický průměr korunového zápoje příslušných vegetačních snímků.



**Obr. 9** Hemisférická fotografie pro zjištění korunového zápoje pořízená pod dračincem.

## Stanovení pokryvnosti listového opadu dračince

Za další důležitý faktor potenciálně ovlivňující složení podrostní vegetace byl považován listový opad dračince, který je výraznou součástí povrchu půdy pod korunami dračinců a v menší míře se vyskytuje i v okolí stromů. Z tohoto důvodu byla každá z plošek pro pořizování vegetačních snímků vyfotografována s použitím digitálního fotoaparátu Nikon D40 s objektivem AF-S DX Zoom-Nikkor 18–55 mm f/3,5–5,6G ED II. Fotografie byly pořizeny kolmo z výšky přibližně 130 cm (tj. z prsní výšky) nad středem vegetačního snímku. Pokryvnost opadu byla odhadnuta s použitím metody pokrytí snímku digitální sítí bodů (Chen et al., 2010). Fotografie jednotlivých snímků vegetace byly s použitím grafického editoru GIMP (Kimball & Mattis, 2013) překryty pravidelnou sítí 200 bodů (Obr. 10) a v místě každého bodu byl zaznamenán typ pokryvu půdy, tedy zda se jednalo o opad dračince či nikoliv. Pokryvnost opadu v jednotlivých snímcích byla následně vypočítána jako procentuální podíl bodů zachycujících opad v celkovém počtu analyzovaných bodů. Pokryvnost opadu pro čtveřice snímků byla vypočtena jako aritmetický průměr pokryvností opadu v příslušných snímcích.



**Obr. 10** Fotografie listového opadu na ploše vegetačního snímku překrytá pravidelnou sítí 200 bodů (průsečky mřížky).



### 4.1.3 Analýza dat

Jak již bylo zmíněno v předchozí podkapitole, data z jednotlivých čtveřic snímků umístěných v podrostu každého z vybraných stromů byla sloučena a takto získaná data byla považována za jednu plochu. Analogicky byly sloučeny i čtveřice snímků umístěné v otevřeném prostoru v okolí daného stromu. Tímto procesem bylo získáno 68 ploch (34 v podrostu a 34 mimo podrost), které byly použity ve všech následujících analýzách.

#### Porovnání druhového složení podrostu a otevřených ploch

Existence možných rozdílů v druhovém složení podrostopních a otevřených ploch byla zjišťována pomocí nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS – non-metric multidimensional scaling). Jedná se o nepřímou ordinační metodu založenou na matici nepodobností mezi vzorky pracující s předem daným počtem dimenzí. Výpočet této metody probíhá iterativně a zastaví se na nejlepším možném výsledku nebo po daném počtu iterací. Výsledkem NMDS je zobrazení pozorovaných nepodobností mezi objekty v euklidovském prostoru. Výpočet metody byl proveden ve statistickém prostředí R 3.1.0 (R Core Team, 2014) s použitím balíku nástrojů pro vegetační ekologii „vegan“ (Oksanen et al., 2013). Jako míra nepodobnosti mezi jednotlivými plochami byl použit Bray–Curtisův index nepodobnosti, protože tento index bere v úvahu i počet jedinců jednotlivých druhů a umožňuje tak plně využít sebraná data. Ordinance byla počítána ve dvou dimenzích a maximální počet iterací byl nastaven jako 500. Z důvodu sběru dat ve dvou klimaticky částečně odlišných obdobích bylo nutné z analýzy vyloučit 4 jednoleté či pouze krátce žijící druhy, protože počet jedinců těchto druhů byl v době druhého sběru dat již výrazně redukován. Důkazem této skutečnosti byla přítomnost suchých, avšak stále identifikovatelných, jedinců těchto druhů v některých snímcích. Konkrétně se jednalo o druhy *Acalypha indica*, *Exacum affine*, *Oldenlandia balfourii* a *Oldenlandia bicornuta*. Začlenění druhů do analýzy by přispělo k vytvoření rozdílů mezi snímky sebranými v prvním a druhém období a sebraná data by nebylo možné považovat za jeden soubor dat. Významnost rozdílu ve složení rostlinného společenstva podrostopních a otevřených ploch byla testována pomocí funkce „adonis“ v balíku „vegan“ s použitím Bray–Curtisova indexu nepodobnosti. Homogenita složení podrostopních a otevřených ploch (tj. beta diverzita) byla porovnána funkcí „betadisper“, opět s použitím Bray–Curtisovy míry nepodobnosti. K testování

rozdílu rozptylů skupin ploch byla použita ANOVA vzdáleností příslušných ploch od centroidů skupin ploch. Detailní popis funkcí „adonis“ a „betadisper“ spolu s informací o jejich výpočtu lze nalézt v nápovědě k balíku „vegan“ (Oksanen et al., 2013).

### **Porovnání rostlinné diverzity podrostu a otevřených ploch**

Diverzita cévnatých rostlin v podrostu a mimo něj byla hodnocena jednak pomocí porovnání množství nalezených druhů a dále pomocí porovnání vyrovnanosti druhového složení.

Průměrný počet rostlinných druhů zaznamenaný na jedné ploše (čtveřici snímků) v podrostu a otevřeném prostoru byl porovnán pomocí párového Wilcoxonova testu, který je neparametrickou alternativou párového t-testu. Důvodem použití neparametrického testu bylo rozdělení počtu druhů zaznamenaných na otevřených plochách, které neodpovídalo Gaussovu normálnímu rozdělení (Shapiro–Wilkův test,  $p < 0,05$ ). Porovnání bylo provedeno v programu STATISTICA Cz 10 (StatSoft Inc., 2011).

Druhová bohatost v podrostu a otevřeném prostoru byla dále porovnána pomocí akumulčních křivek počtu druhů, které ukazují, jak se zvyšuje počet nalezených druhů rostlin v závislosti na počtu zkoumaných stromů. Křivky byly zkonstruovány v prostředí R pomocí funkce „specaccum“ balíku „vegan“. Použita byla metoda „random“, která náhodně vybírá daný počet vzorků (v tomto případě stromů) z celkového množství vzorků a počet rostlinných druhů v tomto množství vzorků vypočte jako aritmetický průměr jednotlivých náhodných výběrů. Počet výběrů byl nastaven jako 100.

Celková vyrovnanost druhového složení, tedy rozložení početností jednotlivých rostlinných druhů v rámci společenstva, byla porovnána na souhrnu dat pro každý biotop (podrost a otevřený prostor), a to prostřednictvím grafů „pořadí–početnost“ (rank–abundance plots), které byly vytvořeny pomocí funkce „radfit“ v balíku „vegan“. Tyto grafy zobrazují počty jedinců jednotlivých druhů v pořadí od nejpočetnějšího k nejméně početnému. Rozložení početnosti byla proložena modely s Poissonovým rozdělením chyb. Funkce „radfit“ prokládá data několika typy modelů (broken stick, geometric series, log normal, Zipf a Zipf–Mandelbrot; viz nápověda k funkci v prostředí R) a nejlepší z nich je nakonec vybrán pomocí Akaikeho informačního

kritéria. K testování statistické významnosti rozdílu mezi grafy byl použit Kolmogorovův–Smirnovův test.

### **Identifikace podrovných specialistů a druhů specializovaných na otevřenou plochu**

K identifikaci druhů, které se vyskytují především v podrostu dračinců (podrovných specialisté), a druhů preferujících otevřené, tedy korunami dračinců nekryté plochy (specialisté otevřených ploch), byla použita multinomická klasifikační metoda CLAM, kterou navrhli Chazdon et al. (2011). Metoda umožňuje klasifikaci druhů podle jejich příslušnosti ke dvěma biotopům. Kromě specialistů na první či druhý biotop metoda druhy klasifikuje i jako generalisty, tedy druhy bez preference biotopu vyskytující se v obou biotopech obdobně hojně, a identifikuje také druhy příliš ojedinělé, které není možné spolehlivě klasifikovat. Metoda používá multinomický model založený na relativních početnostech druhů v obou biotopech a umožňuje robustní statistickou klasifikaci druhů, aniž by předem vylučovala vzácně se vyskytující druhy (Chazdon et al., 2011). Jedná se o alternativu k množství dalších metod determinace indikačních či specializovaných druhů (např. Dufrene & Legendre, 1997; Bruelheide, 2000; Chytrý et al., 2002; De Cáceres et al., 2012; Urban et al., 2012) a důvodem k jejímu použití byla jednoduchost a vhodnost použití pro typ v této práci analyzovaných dat – počtů jedinců druhů vyskytujících se právě ve dvou biotopech. Analýza byla provedena v prostředí R prostřednictvím funkce „clamtest“, která je rovněž součástí balíku „vegan“. Pro klasifikaci druhů byl použit konzervativní přístup pracující s tzv. super majoritním prahem specializace (dvě třetiny) a hladinou statistické významnosti  $p = 0,005$  (bližší informace o principu metody viz Chazdon et al., 2011).

### **Vliv korunového zápoje a listového opadu dračince na početnosti jednotlivých druhů, druhovou bohatost a celkový počet jedinců**

Vliv korunového zápoje a listového opadu na početnosti (abundance) jednotlivých druhů, na celkové množství druhů (druhovou bohatost) a celkový počet jedinců na podrovných a otevřených plochách byl analyzován s použitím zobecněných lineárních modelů (GLM) s Poissonovým rozdělením chyb. V případě abundance jednotlivých druhů byly z důvodu dostatečné vypovídací schopnosti modelů analyzovány pouze ty druhy, které se vyskytovaly v podrostu nebo okolí alespoň 10 dračinců. Jako nejlepší modely byly vybrány ty s nejnižší hodnotou korigovaného



Akaikeho informačního kritéria (AICc; Burnham & Anderson, 2002) a toto kritérium bylo použito i pro rozhodnutí, zda jsou pozorované početnosti a množství druhů lépe vysvětleny korunovým zápojem nebo listovým opadem. Modely byly vytvořeny ve statistickém prostředí R 3.1.0 (R Core Team, 2014) a k jejich vizualizaci byl použit balík grafických nástrojů „ggplot2“ (Wickham, 2009). Hodnoty AICc byly vypočteny s použitím balíku „MuMIn“ (Bartoň, 2014).

### **Vlastnosti rostlin a výskyt endemitů v podrostu a na otevřené ploše**

Rozdíl mezi oběma biotopy byl posuzován nejen z pohledu druhového složení, ale rovněž s ohledem na možné odlišnosti ve vlastnostech přítomných rostlinných druhů. Sledovány byly jednak základní znaky druhů rostlin, a to délka jejich životního cyklu spolu s životní formou a typ růstu, dále atraktivita rostlin pro dobytek a rovněž jejich původnost ve flóře Sokotry.

Životní forma byla posuzována v kombinaci s životním cyklem a druhy tak byly rozděleny na jednoleté byliny, víceleté rostliny (byliny a polokeře, u kterých dřevnatí pouze báze rostliny) a dřeviny (souhrnně keře a stromy). U bylinných druhů a polokeřů byl rozlišován typ růstu, na jehož základě byly druhy rozděleny na vzpřímeně rostoucí, rozprostřeně rostoucí a druhy vytvářející přizemní listové růžice. Za vzpřímeně rostoucí byly považovány i druhy s výrazně vystoupavým růstem, tedy druhy, jejichž lodyha zpočátku neroste vzpřímeně, ale záhy přechází ve vzpřímený růst. Za rozprostřeně rostoucí byly považovány souhrnně druhy s plazivým, poléhavým či rozprostřeným růstem. Důvodem k tomuto sloučení je nejasný přechod mezi těmito kategoriemi. Druhy vytvářející bazální listové růžice, které však rovněž vytvářejí víceméně vzpřímené (např. *Pulicaria diversifolia*) či plazivé (*Convolvulus hildebrandtii*) lodyhy byly klasifikovány jako vzpřímené či rozprostřené. Znaky jednotlivých druhů byly v první řadě převzaty z publikace Millera & Morrisové (2004). Chybějící údaje byly doplněny s použitím další botanické literatury (Balfour, 1888; Wood, 1997) a pomocí popisů rostlin uvedených u položek v digitálním herbáři Královské botanické zahrady v Edinburghu (Royal Botanic Garden Edinburgh, 2015).

Údaje o spásání jednotlivých druhů rostlin dobyt看em byly převzaty z publikace Millera & Morrisové (2004). Za atraktivní pro dobytek byly rostliny považovány, pokud některý z druhů dobytka chovaného na Sokotře (krávy, kozy, ovce, velbloudi, osli)

spásá živé části jejich těl. Druhy, u nichž jsou spásány pouze odumřelé části či opadané plody nebyly za spásané považovány.

Z hlediska původnosti v květeně Sokotry byly druhy rozděleny na endemické, původní, nepůvodní a druhy, u kterých je areál původního výskytu nejasný a o jejich autochtonnosti tedy nelze jednoznačně rozhodnout. Informace byly vyhledány v Matthews et al. (1993), Miller & Morris (2004) a Vaio et al. (2013).

Z analýzy bylo vyloučeno 11 druhů (celkem 16 jedinců), které nebyly určeny, a z tohoto důvodu jim nebylo možné přiřadit sledované znaky. Vyloučen byl rovněž druh *Cuscuta planiflora*, protože se jedná o obligátně parazitickou rostlinu (Furuhashi et al., 2011), jejíž existence v určitém biotopu je dána přítomností vhodné hostitelské rostliny a již méně závisí na znacích parazita a podmínkách prostředí.

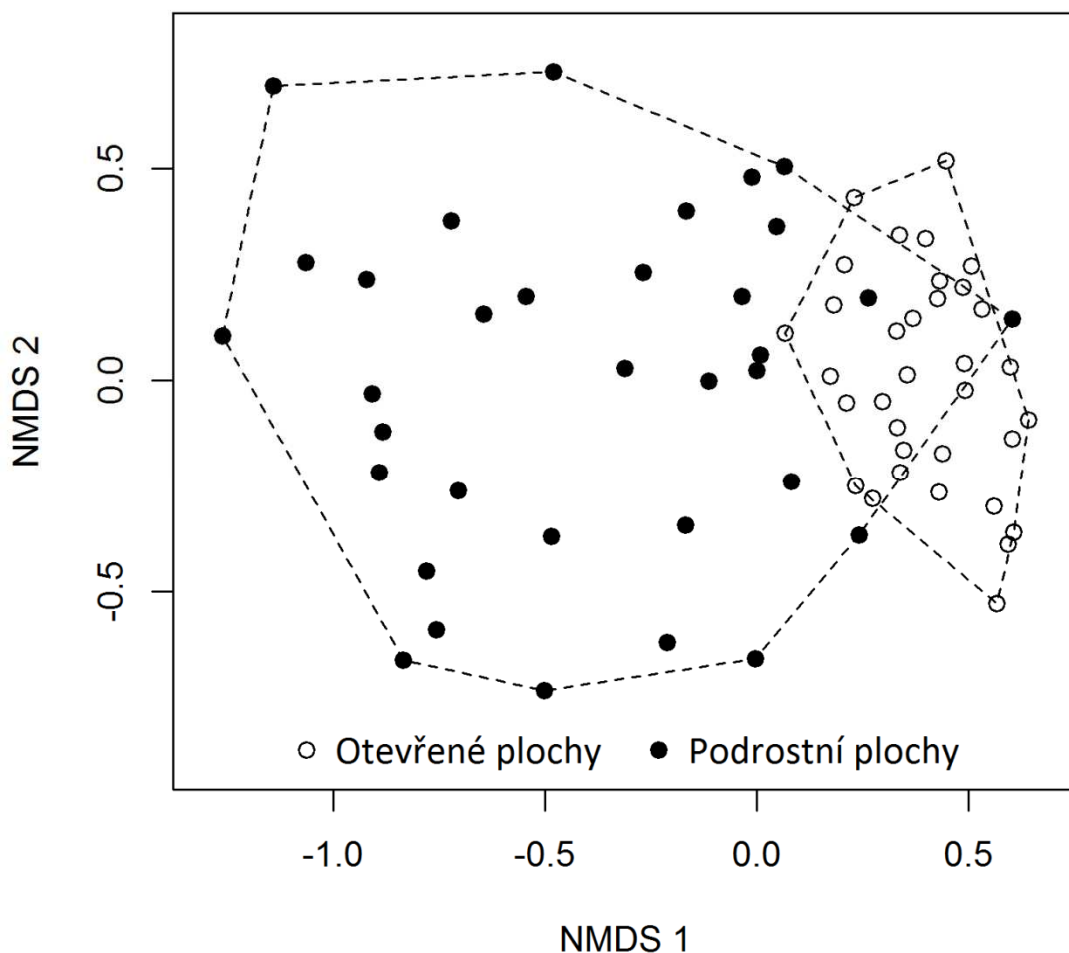
Zastoupení jednotlivých znaků (délka životního cyklu s životní formou, typ růstu, atraktivita pro dobytek, původnost) bylo sledováno na několika úrovních: souhrnně v podrostu a v otevřené ploše, souhrnně v rámci jednotlivých skupin druhů (podrostitní specialisté, specialisté otevřené plochy, generalisté, neklasifikované druhy) a dále na úrovni jednoho stromu, tedy čtveřice snímků situované v podrostu a v přilehlém otevřeném prostoru. Zastoupení znaků bylo porovnáno pomocí absolutních počtů a relativních četností (v procentech) druhů s daným znakem ve sledovaném biotopu nebo skupině druhů. Na úrovni stromů byly porovnány průměrné počty druhů s daným znakem v každém z biotopů. Statistická významnost rozdílu průměrů byla v případě normálního rozložení hodnot testována pomocí párového t-testu, v případě nesplnění podmínky normality dat byl k porovnání použit Wilcoxonův test.

Posledním typem analýzy týkající se vlastností rostlin byla analýza změny relativního zastoupení jednotlivých znaků na úrovni čtveřic snímků se zvyšující se pokryvností listového opadu dračince a s rostoucím korunovým zápojem. Trend této změny byl určen pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM), analýza byla provedena ve statistickém prostředí R 3.1.0 (R Core Team, 2014). Ojedinělý výskyt nepůvodních druhů a druhů s nejasným původem neumožňoval sestavení vypovídajícího modelu pro tyto skupiny, a proto byly tyto druhy za účelem analýzy sloučeny s původními druhy. Analýza tedy rozeznávala pouze dvě kategorie, a to druhy endemické a neendemické.

## 4.2 Výsledky

### Porovnání druhového složení podrostu a otevřených ploch

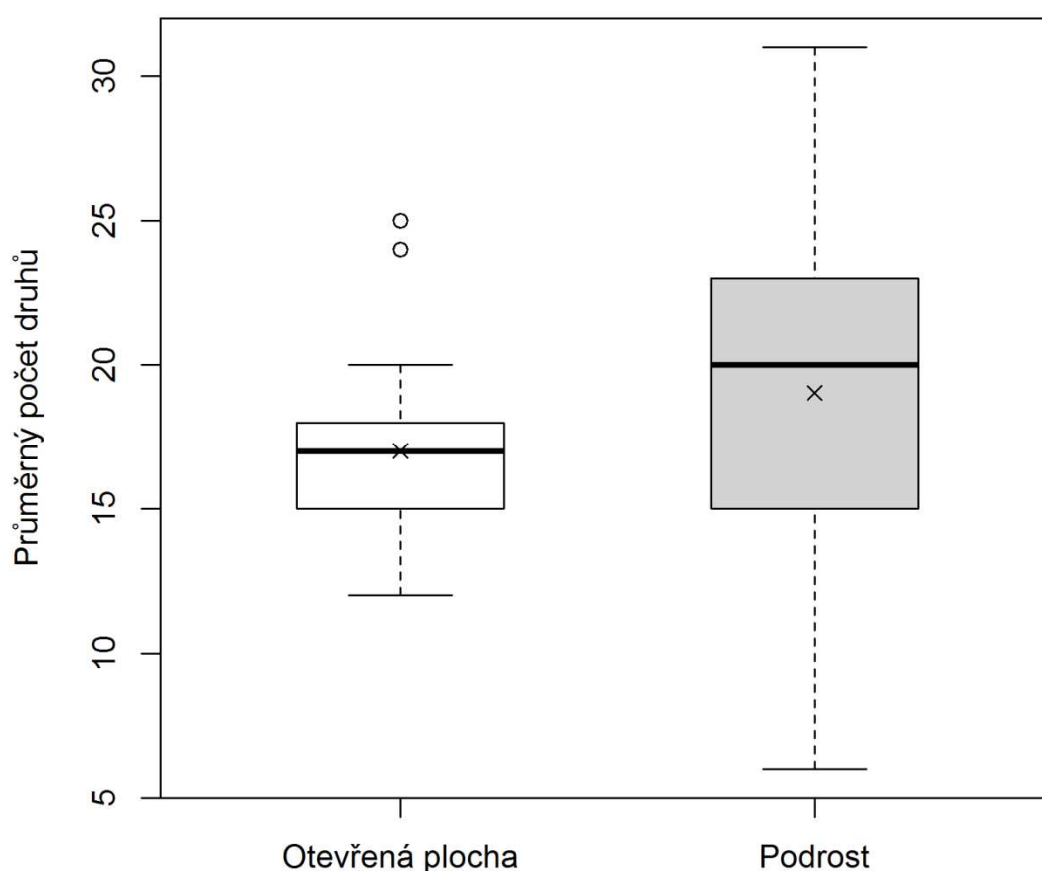
Druhové složení rostlinného společenstva pod dračinci se významně odlišovalo od druhového složení společenstva na otevřených plochách („adonis“:  $R^2 = 0,175$ ,  $p < 0,01$ ). Rovněž stálost druhového složení, tedy beta diverzita, se významně lišila v podrostu a mimo něj („betadisper“:  $F = 10,552$ ,  $p < 0,01$ ). Jednotlivé plochy v podrostu se z pohledu druhového složení vzájemně odlišovaly více (průměrná vzdálenost k mediánu skupiny ploch 0,4683), než tomu bylo u otevřených ploch (průměrná vzdálenost k mediánu skupiny 0,4072). V souladu s těmito výsledky ukázala vizualizace NMDS dvě oddělené skupiny ploch, přičemž podrostní plochy byly z důvodu větší beta diverzity více rozptýlené než otevřené plochy (Obr. 11).



**Obr. 11** NMDS ordinace vegetace podrostních a otevřených ploch. Oba biotopy vytváří víceméně oddělené klastry ploch. Větší disperze podrostních ploch ukazuje na větší beta diverzitu.

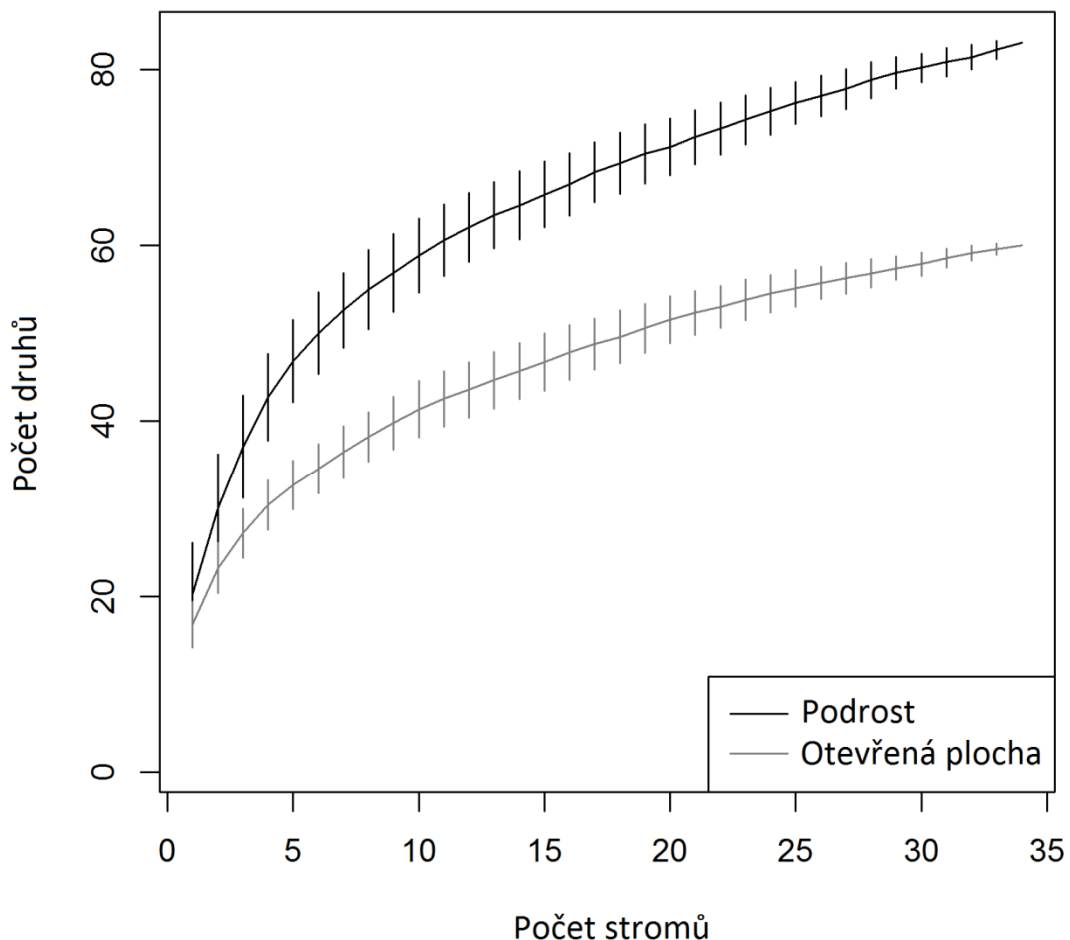
Celkem bylo v obou typech vegetace (v podrostu a na otevřené ploše) dohromady nalezeno 92 druhů rostlin (podrobný výčet viz Příloha 1); přičemž v podrostu bylo zaznamenáno 83 druhů a v otevřených plochách 60 druhů.

Počet druhů připadajících na jednu plochu v podrostu se statisticky významně nelišil od počtu druhů připadajících na jednu plochu v otevřeném prostoru, rozdíl počtu druhů byl těsně statisticky nevýznamný (Wilcoxonův test,  $p = 0,051$ ). Průměrný počet druhů vyskytujících se na jedné ploše v podrostu dosahoval  $19,03 \pm 6,20$  (průměr  $\pm$  směrodatná odchylka), v otevřeném prostoru byl průměrný počet druhů na ploše  $17,00 \pm 2,79$  (Obr. 12).



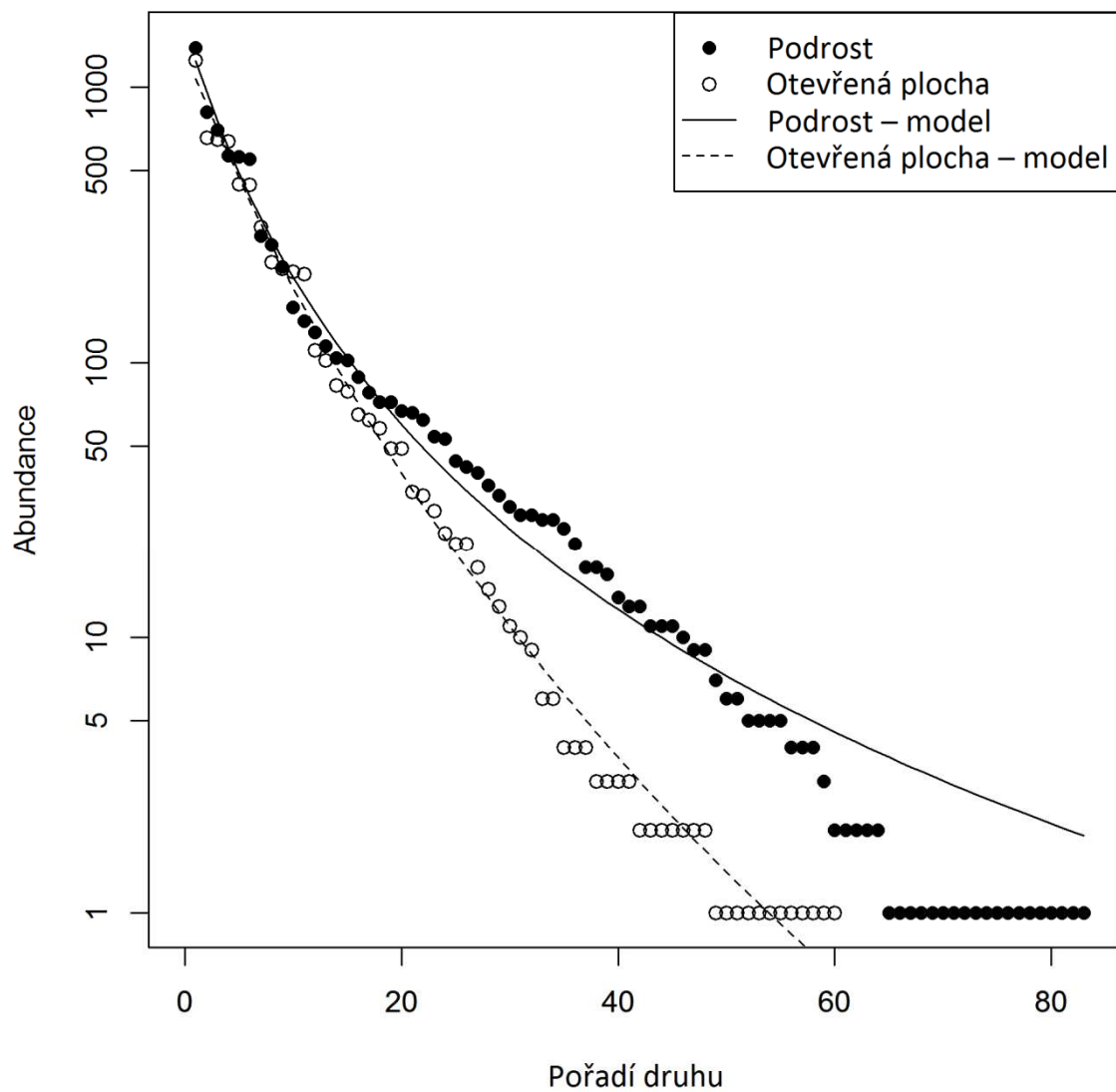
**Obr. 12** Krabicové diagramy počtů rostlinných druhů zaznamenaných na plochách v podrostu a mimo něj. Průměrný počet druhů (v diagramech označen symbolem  $\times$ ) připadajících na jednu plochu (tj. čtveřici snímků) v podrostu a mimo něj se statisticky významně nelišil (Wilcoxonův test,  $p = 0,051$ ). Horní a spodní hranice krabic vymezují interkvartilové rozpětí, horizontální linie uvnitř krabice značí medián hodnot, přerušované svislé linie odpovídají 1,5 násobku interkvartilového rozpětí, symbol  $\circ$  značí odlehlé hodnoty.

Akumulační křivky počtu druhů ukázaly, že počet druhů v podrostu a mimo něj se neliší na úrovni jednoho či dvou stromů, ale akumulace dat od tří a více stromů odhalila vyšší druhovou bohatost v podrostu oproti otevřeným plochám (Obr. 13). Od úrovně 10 sloučených stromů se průměrný rozdíl v počtu druhů v podrostu a mimo něj již dále nezvyšoval a křivky stoupały pod přibližně shodným úhlem a v konstantní vzájemné vzdálenosti. Příkré počáteční stoupání křivky podrostopních dat (Obr. 13) je důsledkem větší beta diverzity podrostu a je v souladu s výsledky, které ukázala NMDS ordinace (Obr. 11). Akumulační křivky rovněž ukázaly, že byl zpracován dostatečný počet stromů pro charakterizování studované vegetace, protože se křivky v obou případech přiblížily asymptotě.



**Obr. 13** Akumulační křivky počtu rostlinných druhů pro podrost a otevřenou plochu. Křivky ukazují průměrnou hodnotu počtu druhů založenou na 100 náhodných výběrech ploch. Vertikální linie představují směrodatnou odchylku aritmetického průměru hodnot.

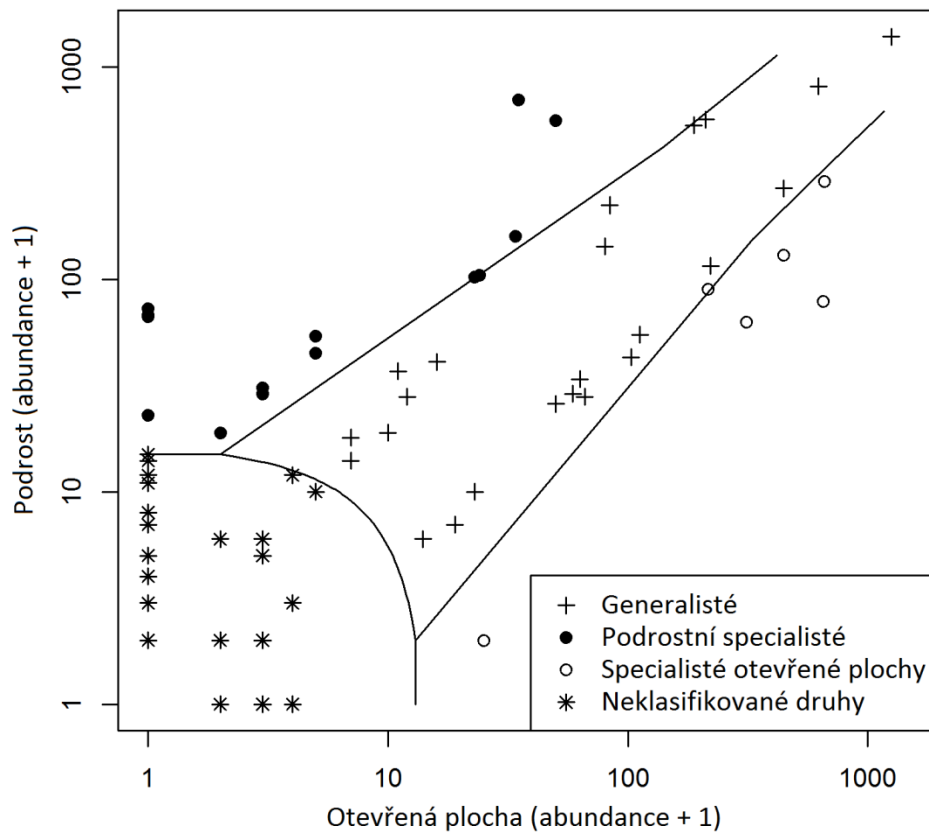
Z grafů „pořadí–početnost“ (rank–abundance plots) vyplynulo, že vyrovnanost druhového složení společenstva v podrostu se nelišila od vyrovnanosti společenstva otevřených ploch (Kolmogorovův–Smirnovův test:  $D = 0,096$ ,  $p = 0,905$ ), v obou společenstvech byly druhy nevyrovnaně zastoupeny a nejlepším modelem charakterizujícím vyrovnanost společenstva byl Zipfův–Mandelbrotův model (Obr. 14).



**Obr. 14** Grafy „pořadí–početnost“ pro společenstva podrostu a otevřené plochy. Pozorované hodnoty byly proloženy pomocí Zipfova–Mandelbrotova modelu. Hodnoty abundancí na ose y zobrazeny v logaritmickém měřítku.

## Identifikace podrostopních specialistů a druhů specializovaných na otevřenou plochu

Z celkového množství 92 zaznamenaných druhů se 32 druhů (34,8 %) vyskytovalo výhradně v podrostu a pouze 9 druhů (9,8 %) bylo výskytem vázáno výhradně na otevřenou plochu. Zbylých 51 druhů (55,4 %) se vykytovalo jak v podrostu, tak mimo něj. Klasifikační metodou CLAM bylo 15 druhů (16,3 %) klasifikováno jako podrostopní specialisté, 6 druhů (6,5 %) jako specialisté otevřené plochy a 23 druhů (25,0 %) jako generalisté, tedy jako druhy bez preference biotopu; 48 druhů (52,2 %) nebylo klasifikováno z důvodu příliš ojedinělého výskytu (Obr. 15, Tab. 1). Počet ojediněle se vyskytujících druhů byl vyšší v podrostu oproti otevřené ploše (Tab. 1).



**Obr. 15** Klasifikace druhů do čtyř skupin založená na multinomické klasifikaci druhů CLAM (Chazdon et al., 2011). 23 druhů bylo klasifikováno jako generalisté, 15 jako specialisté podrostu, 6 jako specialisté otevřené plochy a 48 druhů bylo příliš ojedinělých pro spolehlivou klasifikaci. Počet zobrazených druhů nesouhlasí s celkovým počtem analyzovaných druhů z důvodu překryvu druhů se shodnou abundancí. Plné čáry představují hranice mezi třídami druhů. Abundance jsou na obou osách zobrazeny v logaritmickém měřítku.

**Tab. 1**

Klasifikace druhů podle příslušnosti k biotopu (specialisté rostoucí v podrostu dračinců (POD); specialisté otevřených ploch (MIMO); generalisté (GEN); nehojně se vyskytující druhy, které není možné spolehlivě klasifikovat (NK)) založená na analýze CLAM (Chazdon et al., 2011).

Druh	Skupina	Počet jedinců	
		Podrost	Otevřená plocha
<i>Acalypha indica</i>	POD	159	33
<i>Ageratum conyzoides</i>	POD	66	0
<i>Allophylus rubifolius</i> <sup>c</sup>	POD	28	2
<i>Asystasia gangetica</i>	POD	72	0
<i>Blepharis maderaspatensis</i>	POD	22	0
<i>Dracaena cinnabari</i> <sup>c</sup>	POD	30	2
<i>Erucastrum rostratum</i>	POD	53	4
<i>Euryops arabicus</i> <sup>b</sup>	POD	72	0
<i>Hypoestes pubescens</i>	POD	701	34
<i>Oldenlandia balfourii</i>	POD	104	23
<i>Oxalis corniculata</i>	POD	67	0
<i>Pulicaria diversifolia</i>	POD	561	49
<i>Ruellia patula</i>	POD	102	22
<i>Trichodesma laxiflorum</i>	POD	44	4
<i>Withania adunensis</i> <sup>b</sup>	POD	18	1
<i>Convolvulus hildebrandtii</i>	MIMO	62	311
<i>Corchorus erodioides</i>	MIMO	289	657
<i>Endostemon tenuiflorus</i>	MIMO	78	648
<i>Euphorbia kischenensis</i>	MIMO	89	214
<i>Melhania muricata</i> <sup>a</sup>	MIMO	129	443
<i>Portulaca quadrifida</i>	MIMO	1	24
<i>Buxanthus pedicellatus</i> <sup>b</sup>	GEN	223	83
<i>Commelina albescens</i>	GEN	36	10
<i>Convolvulus sarmentosus</i>	GEN	42	102
<i>Crotalaria leptocarpa</i>	GEN	54	111
<i>Croton socotranus</i> <sup>b</sup>	GEN	40	15
<i>Evolvulus alsinoides</i>	GEN	13	6
<i>Exacum affine</i>	GEN	532	187
<i>Glossonema revoili</i>	GEN	5	13
<i>Helichrysum balfourii</i>	GEN	1390	1251
<i>Hybanthus enneaspermus</i> <sup>a</sup>	GEN	566	210
<i>Indigofera nephrocarpa</i>	GEN	268	445
<i>Launaea crepoides</i>	GEN	115	220
<i>Launaea socotrana</i>	GEN	142	79
<i>Lavandula nimmoi</i>	GEN	18	9
<i>Nanorrhinum hastatum</i>	GEN	6	18
<i>Oldenlandia bicornuta</i>	GEN	813	621
<i>Orthosiphon pallidus</i>	GEN	25	49
<i>Phyllanthus maderaspatensis</i>	GEN	9	22
<i>Polygala erioptera</i>	GEN	27	65
<i>Rhinacanthus scoparius</i>	GEN	27	11
<i>Sida ovata</i> <sup>a</sup>	GEN	28	58
<i>Tephrosia odorata</i>	GEN	33	62
<i>Trichocalyx orbiculatus</i> <sup>b</sup>	GEN	17	6
Neklasifikované druhy celkem	NK	150 (39 druhů)	37 (21 druhů)
Všechny druhy celkem		7326 (83 druhů)	6161 (60 druhů)

<sup>a</sup> – polokeře; <sup>b</sup> – keře (včetně jejich semenáčků); <sup>c</sup> – semenáčky stromů.



## Vliv korunového zápoje a listového opadu dračince na početnosti jednotlivých druhů, druhovou bohatost a celkový počet jedinců

Korunový zápoj i pokryvnost listového opadu dosahovaly vyšších hodnot v podrostu dračince než na otevřených plochách. Průměrný korunový zápoj a jeho směrodatná odchylka v podrostu činil  $48,2 \% \pm 14,5 \%$ , zatímco v otevřeném prostoru dosahoval pouze  $13,2 \% \pm 9,4 \%$ . Průměrná pokryvnost listového opadu dračince dosahovala v podrostu  $59,2 \% \pm 17,6 \%$  a v otevřeném prostoru pouze  $7,6 \% \pm 4,9 \%$ .

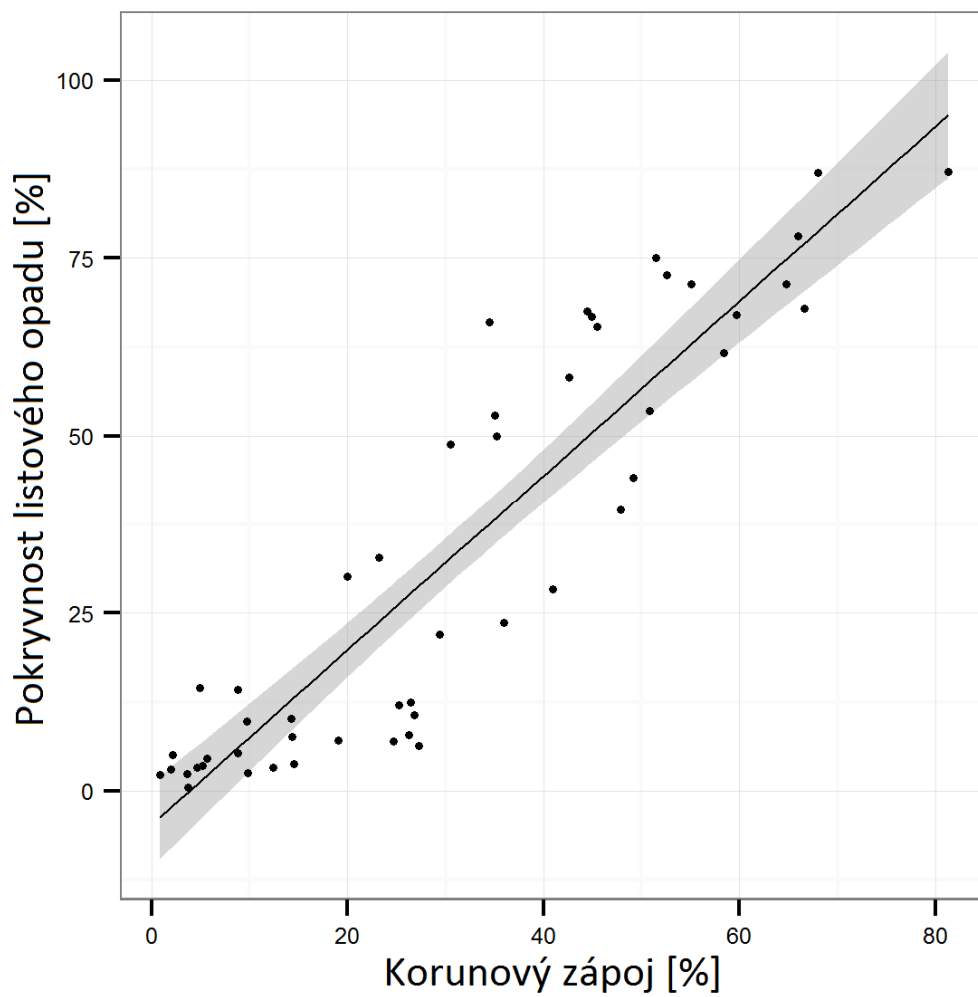
Mezi hodnotami korunového zápoje a hodnotami pokryvnosti listového opadu byl těsný pozitivní korelační vztah (Pearsonův korelační koeficient  $r = 0,911$ ,  $p < 0,001$ ; Obr. 16), přesto však byly počty jedinců některých rostlinných druhů lépe predikovány (nižší AICc) korunovým zápojem, jiných listovým opadem (Tab. 3 a 4). Převažující efekt (pozitivní, negativní, neutrální) zvyšujícího se korunového zápoje a množství opadu na počty jedinců druhů se lišil mezi jednotlivými třídami druhů (Tab. 2, Obr. 17–20). Se zvyšujícím se zápojem se počet jedinců většiny podrostních specialistů zvyšoval, zatímco listový opad měl na početnosti především neutrální efekt a početnosti neovlivňoval. Početnost jedinců druhů specializovaných na otevřenou plochu byla korunovým zápojem i množstvím opadu ovlivněna vždy negativně. Početnost většiny generalistů nebyla ani korunovým zápojem ani opadem ovlivněna.

**Tab. 2**

Četnosti pozitivních, negativních a neutrálních závislostí mezi korunovým zápojem a početností jednotlivých druhů rostlin, a mezi pokryvností listového opadu a početností jednotlivých druhů rostlin, v rámci jednotlivých skupin druhů a celkem. Analyzovány byly pouze druhy zaznamenané v okolí alespoň 10 dračinců, a to s použitím zobecněných lineárních modelů (GLM) s Poissonovým rozdělením. Hodnoty představují počet druhů s danou závislostí v každé ze skupin druhů vyjádřený absolutně a jako procentuální podíl z celkového počtu analyzovaných druhů v dané skupině.

Skupina druhů	Závislost mezi zápojem a početností			Závislost mezi opadem a početností		
	Pozitivní	Negativní	Neutrální	Pozitivní	Negativní	Neutrální
POD	4 (50 %)	1 (13 %)	3 (38 %)	3 (38 %)	0 (0 %)	5 (63 %)
MIMO	0 (0 %)	5 (100 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	5 (100 %)	0 (0 %)
GEN	3 (17 %)	3 (17 %)	12 (67 %)	4 (22 %)	3 (17 %)	11 (61 %)
Celkem	7 (23 %)	9 (29 %)	15 (48 %)	7 (23 %)	8 (26 %)	16 (52 %)

POD – podrostní specialisté, MIMO – specialisté otevřených ploch, GEN – generalisté.



**Obr. 16** Grafické znázornění korelace mezi korunovým zápojem a pokryvností listového opadu (Pearsonův korelační koeficient  $r = 0,911$ ,  $p < 0,001$ ).

**Tab. 3**  
Modely vlivů korunového zápoje na početnosti druhů.

Skupina	Druh	Korunový zápoj x abundance				AICc
		Zdroj	Koeficient ± SE	z	p	
POD	<i>Acalypha indica</i>	Intercept	<b>1,390 ± 0,188</b>	<b>7,381</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>355,0</b>
		KZ	<b>0,021 ± 0,004</b>	<b>4,881</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
POD	<i>Allophylus rubifolius</i>	Intercept	-0,216 ± 0,721	-0,300	0,764	<b>44,3</b>
		KZ	0,016 ± 0,012	1,309	0,190	
POD	<i>Dracaena cinnabari</i>	Intercept	<b>2,224 ± 0,549</b>	<b>4,054</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>50,5</b>
		KZ	<b>-0,036 ± 0,015</b>	<b>-2,424</b>	<b>0,015</b>	
POD	<i>Erucastrum rostratum</i>	Intercept	<b>1,842 ± 0,600</b>	<b>3,068</b>	<b>0,002</b>	<b>54,6</b>
		KZ	-0,022 ± 0,014	-1,544	0,123	
POD	<i>Hypoestes pubescens</i>	Intercept	<b>1,592 ± 0,123</b>	<b>12,990</b>	<b>&lt; 0,001</b>	433,2
		KZ	<b>0,032 ± 0,002</b>	<b>14,460</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
POD	<i>Pulicaria diversifolia</i>	Intercept	<b>2,783 ± 0,111</b>	<b>24,994</b>	<b>&lt; 0,001</b>	723,5
		KZ	<b>0,014 ± 0,002</b>	<b>6,021</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
POD	<i>Ruellia patula</i>	Intercept	<b>0,991 ± 0,267</b>	<b>3,708</b>	<b>&lt; 0,001</b>	96,6
		KZ	0,013 ± 0,007	1,757	0,079	
POD	<i>Trichodesma laxiflorum</i>	Intercept	0,269 ± 0,424	0,635	0,526	<b>82,8</b>
		KZ	<b>0,016 ± 0,008</b>	<b>1,995</b>	<b>0,046</b>	
MIMO	<i>Convolvulus hildebrandtii</i>	Intercept	<b>2,428 ± 0,107</b>	<b>22,681</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>233,8</b>
		KZ	<b>-0,019 ± 0,005</b>	<b>-4,166</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Corchorus erodioides</i>	Intercept	<b>3,447 ± 0,055</b>	<b>63,167</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>1068,1</b>
		KZ	<b>-0,020 ± 0,002</b>	<b>-9,441</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Endostemon tenuiflorus</i>	Intercept	<b>3,383 ± 0,066</b>	<b>51,190</b>	<b>&lt; 0,001</b>	494,7
		KZ	<b>-0,039 ± 0,003</b>	<b>-11,270</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Euphorbia kischenensis</i>	Intercept	<b>2,818 ± 0,108</b>	<b>26,190</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>115,8</b>
		KZ	<b>-0,049 ± 0,007</b>	<b>-6,910</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Melhanian muricata</i>	Intercept	<b>2,805 ± 0,078</b>	<b>35,977</b>	<b>&lt; 0,001</b>	442,4
		KZ	<b>-0,015 ± 0,003</b>	<b>-4,682</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Buxanthus pedicellatus</i>	Intercept	<b>0,968 ± 0,189</b>	<b>5,121</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>136,9</b>
		KZ	<b>0,034 ± 0,005</b>	<b>7,059</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Commelina albescens</i>	Intercept	<b>1,538 ± 0,276</b>	<b>5,570</b>	<b>&lt; 0,001</b>	89,2
		KZ	-0,001 ± 0,007	-0,145	0,885	
GEN	<i>Convolvulus sarmentosus</i>	Intercept	<b>1,624 ± 0,145</b>	<b>11,206</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>178,6</b>
		KZ	-0,009 ± 0,006	-1,498	0,134	
GEN	<i>Crotalaria leptocarpa</i>	Intercept	<b>1,499 ± 0,151</b>	<b>9,938</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>163,3</b>
		KZ	-0,008 ± 0,006	-1,297	0,195	
GEN	<i>Croton socotranus</i>	Intercept	0,090 ± 0,364	0,246	0,806	63,53
		KZ	0,009 ± 0,009	0,982	0,326	
GEN	<i>Exacum affine</i>	Intercept	<b>3,067 ± 0,080</b>	<b>38,441</b>	<b>&lt; 0,001</b>	1174,5
		KZ	<b>0,012 ± 0,002</b>	<b>5,477</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Helichrysum balfourii</i>	Intercept	<b>3,945 ± 0,038</b>	<b>102,620</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>1483,5</b>
		KZ	<b>-0,013 ± 0,001</b>	<b>-10,680</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Hybanthus enneaspermus</i>	Intercept	<b>2,278 ± 0,084</b>	<b>27,136</b>	<b>&lt; 0,001</b>	527,6
		KZ	<b>0,008 ± 0,002</b>	<b>4,191</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Indigofera nephrocarpa</i>	Intercept	<b>2,754 ± 0,071</b>	<b>39,060</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>484,4</b>
		KZ	<b>-0,006 ± 0,003</b>	<b>-2,270</b>	<b>0,023</b>	
GEN	<i>Launaea crepoides</i>	Intercept	<b>2,846 ± 0,099</b>	<b>28,762</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>289,5</b>
		KZ	<b>-0,023 ± 0,004</b>	<b>-5,799</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Launaea socotrana</i>	Intercept	<b>1,588 ± 0,154</b>	<b>10,284</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>200,5</b>
		KZ	0,002 ± 0,004	0,406	0,684	
GEN	<i>Oldenlandia bicornuta</i>	Intercept	<b>3,685 ± 0,055</b>	<b>67,111</b>	<b>&lt; 0,001</b>	826,0
		KZ	0,002 ± 0,002	1,036	0,300	
GEN	<i>Phyllanthus maderaspatensis</i>	Intercept	<b>1,524 ± 0,421</b>	<b>3,620</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>46,0</b>
		KZ	-0,028 ± 0,015	-1,813	0,070	
GEN	<i>Polygala erioptera</i>	Intercept	<b>1,205 ± 0,206</b>	<b>5,846</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>98,70</b>
		KZ	-0,013 ± 0,008	-1,503	0,133	
GEN	<i>Rhinacanthus scoparius</i>	Intercept	0,547 ± 0,389	1,407	0,159	45,9
		KZ	0,010 ± 0,009	1,138	0,255	
GEN	<i>Sida ovata</i>	Intercept	<b>1,485 ± 0,286</b>	<b>5,195</b>	<b>&lt; 0,001</b>	91,7
		KZ	-0,012 ± 0,009	-1,403	0,160	
GEN	<i>Tephrosia odorata</i>	Intercept	<b>1,832 ± 0,272</b>	<b>6,746</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>77,3</b>
		KZ	-0,015 ± 0,010	-1,554	0,120	
GEN	<i>Trichocalyx orbiculatus</i>	Intercept	0,661 ± 0,643	1,029	0,304	<b>33,9</b>
		KZ	-0,006 ± 0,018	-0,318	0,751	

Použity byly zobecněné lineární modely s Poissonovým rozdělením chyb. Tučně uvedené hodnoty označují statisticky významné závislosti ( $p < 0.05$ ) a nižší hodnotu AICc ve srovnání s modely vlivu listového opadu (Tab. 4).

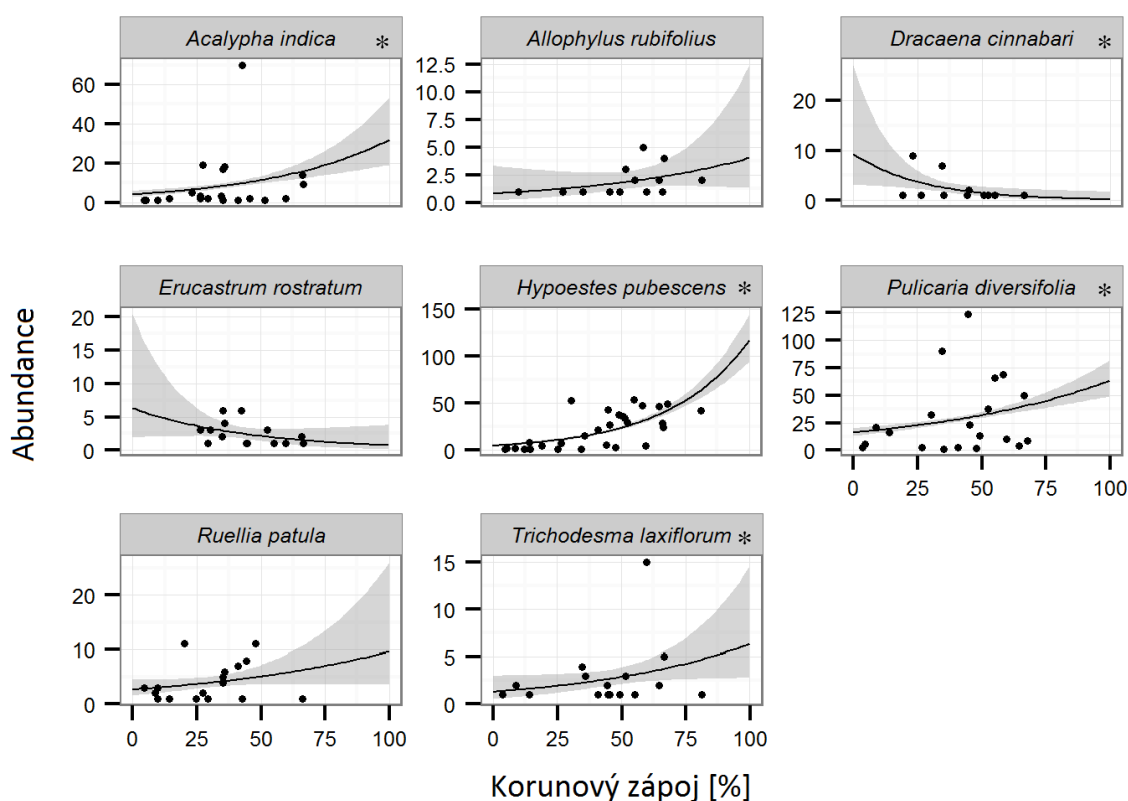
KZ – korunový zápoj; POD – podrostní specialisté, MIMO – specialisté otevřené plochy, GEN – generalisté.

**Tab. 4**  
Modely vlivů listového opadu na početnosti druhů.

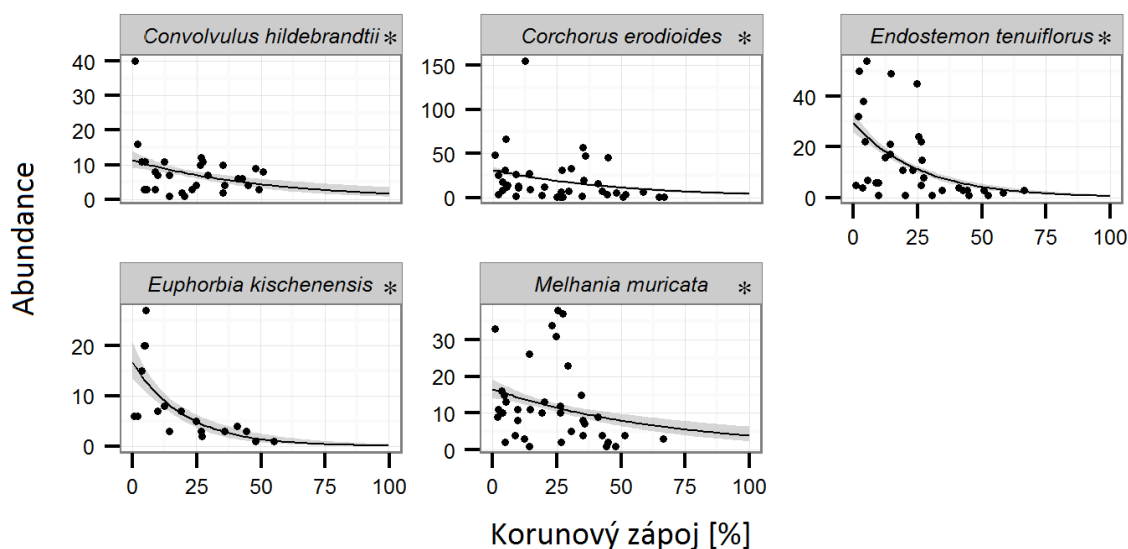
Skupina	Druh	Listový opad x abundance				AICc
		Zdroj	Koeficient ± SE	z	p	
POD	<i>Acalypha indica</i>	Intercept	<b>1,596 ± 0,156</b>	<b>10,258</b>	<b>&lt; 0,001</b>	356,4
		LO	<b>0,014 ± 0,003</b>	<b>4,653</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
POD	<i>Allophylus rubifolius</i>	Intercept	-0,010 ± 0,666	-0,015	0,988	44,8
		LO	0,011 ± 0,010	1,087	0,277	
POD	<i>Dracaena cinnabari</i>	Intercept	<b>1,023 ± 0,446</b>	<b>2,291</b>	<b>0,022</b>	56,7
		LO	-0,003 ± 0,008	-0,398	0,691	
POD	<i>Erucastrum rostratum</i>	Intercept	<b>1,358 ± 0,432</b>	<b>3,143</b>	<b>0,002</b>	56,0
		LO	-0,008 ± 0,008	-1,071	0,284	
POD	<i>Hypoestes pubescens</i>	Intercept	<b>1,686 ± 0,120</b>	<b>14,100</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>416,3</b>
		LO	<b>0,025 ± 0,002</b>	<b>14,160</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
POD	<i>Pulicaria diversifolia</i>	Intercept	<b>2,027 ± 0,133</b>	<b>15,290</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>587,6</b>
		LO	<b>0,025 ± 0,002</b>	<b>11,870</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
POD	<i>Ruellia patula</i>	Intercept	<b>1,093 ± 0,206</b>	<b>5,295</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>96,0</b>
		LO	0,009 ± 0,005	1,916	0,055	
POD	<i>Trichodesma laxiflorum</i>	Intercept	0,367 ± 0,416	0,884	0,377	83,5
		LO	0,012 ± 0,007	1,764	0,078	
MIMO	<i>Convolvulus hildebrandtii</i>	Intercept	<b>2,302 ± 0,092</b>	<b>25,064</b>	<b>&lt; 0,001</b>	237,4
		LO	<b>-0,014 ± 0,004</b>	<b>-3,643</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Corchorus erodioides</i>	Intercept	<b>3,232 ± 0,048</b>	<b>67,277</b>	<b>&lt; 0,001</b>	1120,3
		LO	<b>-0,010 ± 0,002</b>	<b>-6,476</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Endostemon tenuiflorus</i>	Intercept	<b>3,272 ± 0,056</b>	<b>58,680</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>423,6</b>
		LO	<b>-0,042 ± 0,004</b>	<b>-10,990</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Euphorbia kischenensis</i>	Intercept	<b>2,469 ± 0,099</b>	<b>25,020</b>	<b>&lt; 0,001</b>	150,5
		LO	<b>-0,033 ± 0,007</b>	<b>-4,480</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
MIMO	<i>Melhania muricata</i> ,	Intercept	<b>2,800 ± 0,062</b>	<b>45,148</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>417,1</b>
		LO	<b>-0,016 ± 0,002</b>	<b>-6,405</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Buxanthus pedicellatus</i>	Intercept	<b>1,348 ± 0,153</b>	<b>8,804</b>	<b>&lt; 0,001</b>	142,6
		LO	<b>0,020 ± 0,003</b>	<b>6,226</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Commelina albescens</i>	Intercept	<b>1,079 ± 0,339</b>	<b>3,184</b>	<b>0,001</b>	<b>86,8</b>
		LO	0,009 ± 0,006	1,484	0,138	
GEN	<i>Convolvulus sarmentosus</i>	Intercept	<b>1,444 ± 0,123</b>	<b>11,792</b>	<b>&lt; 0,001</b>	180,9
		LO	0,000 ± 0,004	0,011	0,992	
GEN	<i>Crotalaria leptocarpa</i>	Intercept	<b>1,420 ± 0,120</b>	<b>11,804</b>	<b>&lt; 0,001</b>	164,0
		LO	-0,005 ± 0,004	-1,015	0,310	
GEN	<i>Croton socotranus</i>	Intercept	0,144 ± 0,311	0,461	0,645	<b>63,47</b>
		LO	0,006 ± 0,006	1,011	0,312	
GEN	<i>Exacum affine</i>	Intercept	<b>2,836 ± 0,069</b>	<b>41,360</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>1055,0</b>
		LO	<b>0,016 ± 0,001</b>	<b>12,190</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Helichrysum balfourii</i>	Intercept	<b>3,725 ± 0,035</b>	<b>107,769</b>	<b>&lt; 0,001</b>	1577,4
		LO	<b>-0,005 ± 0,001</b>	<b>-5,123</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Hybanthus enneaspermus</i>	Intercept	<b>2,193 ± 0,075</b>	<b>29,204</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>501,0</b>
		LO	<b>0,010 ± 0,001</b>	<b>6,619</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Indigofera nephrocarpa</i>	Intercept	<b>2,696 ± 0,059</b>	<b>45,490</b>	<b>&lt; 0,001</b>	486,5
		LO	-0,003 ± 0,002	-1,750	0,080	
GEN	<i>Launaea crepoides</i>	Intercept	<b>2,696 ± 0,091</b>	<b>29,664</b>	<b>&lt; 0,001</b>	299,9
		LO	<b>-0,016 ± 0,003</b>	<b>-4,803</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Launaea socotrana</i>	Intercept	<b>1,667 ± 0,128</b>	<b>13,070</b>	<b>&lt; 0,001</b>	200,6
		LO	-0,001 ± 0,003	-0,259	0,795	
GEN	<i>Oldenlandia bicornuta</i>	Intercept	<b>3,611 ± 0,045</b>	<b>79,398</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>813,9</b>
		LO	<b>0,004 ± 0,001</b>	<b>3,649</b>	<b>&lt; 0,001</b>	
GEN	<i>Phyllanthus maderaspatensis</i>	Intercept	<b>1,147 ± 0,287</b>	<b>4,002</b>	<b>&lt; 0,001</b>	46,7
		LO	-0,013 ± 0,009	-1,556	0,120	
GEN	<i>Polygala erioptera</i>	Intercept	<b>1,116 ± 0,164</b>	<b>6,818</b>	<b>&lt; 0,001</b>	98,72
		LO	-0,009 ± 0,006	-1,485	0,137	
GEN	<i>Rhinacanthus scoparius</i>	Intercept	0,600 ± 0,317	1,892	0,058	<b>45,5</b>
		LO	0,009 ± 0,006	1,330	0,184	
GEN	<i>Sida ovata</i>	Intercept	<b>1,750 ± 0,221</b>	<b>7,915</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>81,7</b>
		LO	<b>-0,027 ± 0,009</b>	<b>-3,047</b>	<b>0,002</b>	
GEN	<i>Tephrosia odorata</i>	Intercept	<b>1,410 ± 0,201</b>	<b>7,000</b>	<b>&lt; 0,001</b>	79,8
		LO	0,001 ± 0,005	0,217	0,828	
GEN	<i>Trichocalyx orbiculatus</i>	Intercept	0,539 ± 0,476	1,133	0,257	34,0
		LO	-0,002 ± 0,011	-0,169	0,866	

Použity byly zobecněné lineární modely s Poissonovým rozdělením chyb. Tučně uvedené hodnoty označují statisticky významné závislosti ( $p < 0.05$ ) a nižší hodnotu AICc ve srovnání s modely vlivu korunového zápoje (Tab. 3).  
LO – listový opad; POD – podrostní specialisté, MIMO – specialisté otevřené plochy, GEN – generalisté.

## Podrovní specialisté

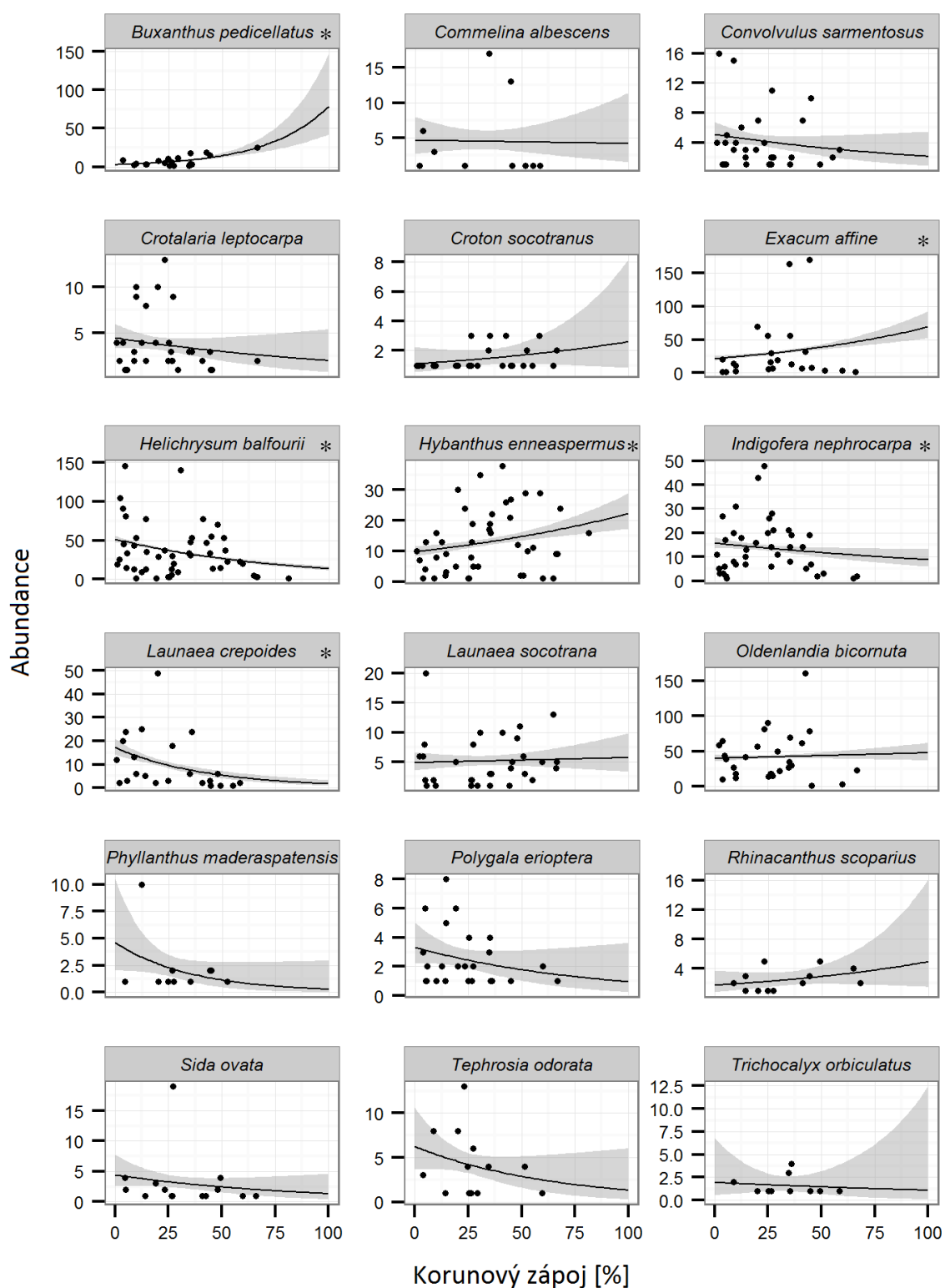


## Specialisté otevřené plochy



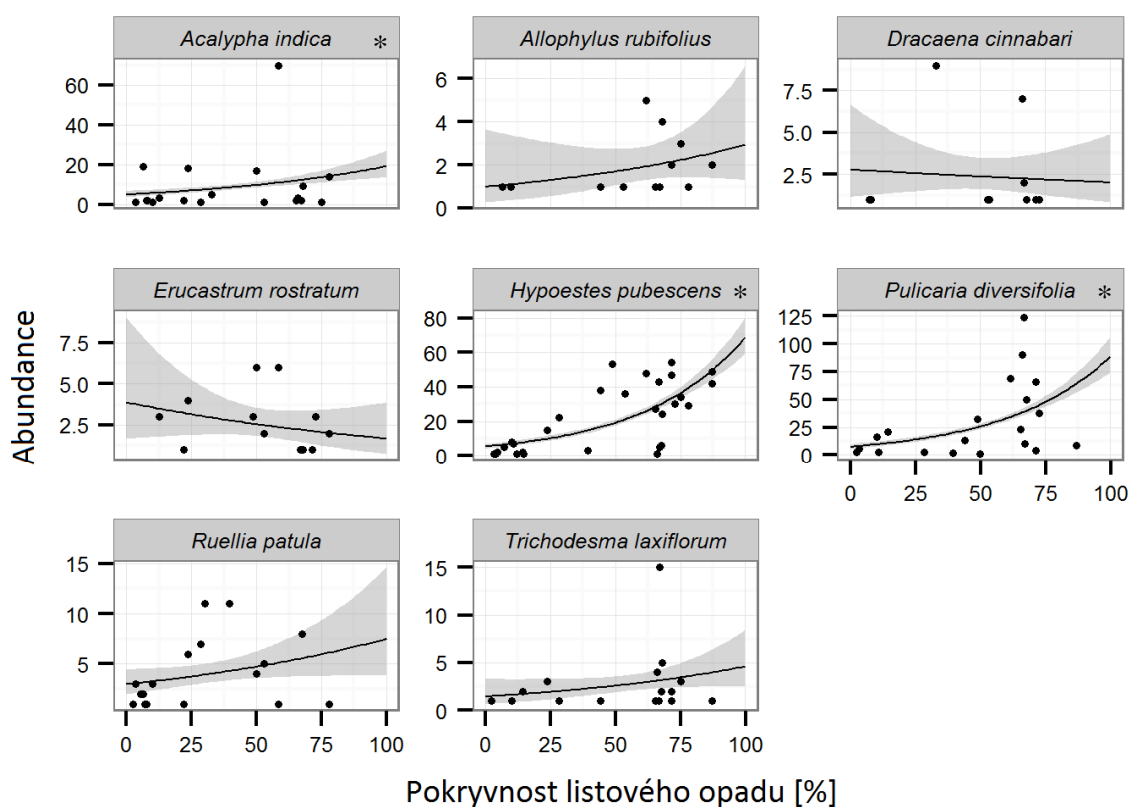
**Obr. 17** Grafické znázornění modelů závislosti počtu jedinců (abundancí) jednotlivých druhů podrovníků a specialistů otevřených ploch na velikosti korunového zápoje. Použity byly zobecněné lineární modely (GLM) s Poissonovým rozdělením chyb. Statisticky významné modely ( $p < 0,05$ ) jsou označeny symbolem \* za jménem druhu.

## Generalisté

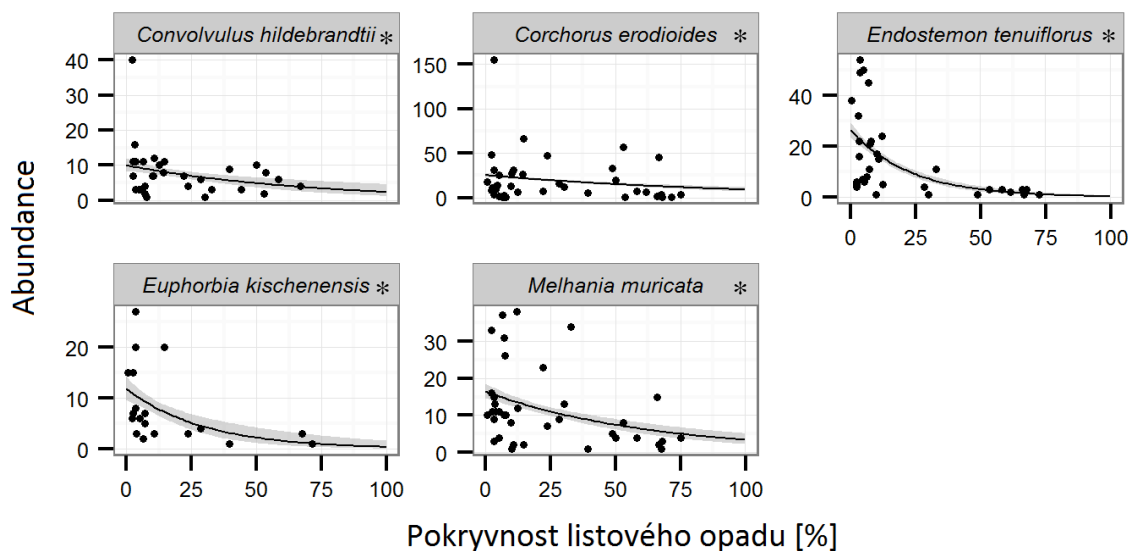


**Obr. 18** Grafické znázornění modelů závislosti počtů jedinců (abundancí) jednotlivých druhů generalistů na velikosti korunového zápoje. Použity byly zobecněné lineární modely (GLM) s Poissonovým rozdělením chyb. Statisticky významné modely ( $p < 0,05$ ) jsou označeny symbolem \* za jménem druhu.

## Podrovní specialisté

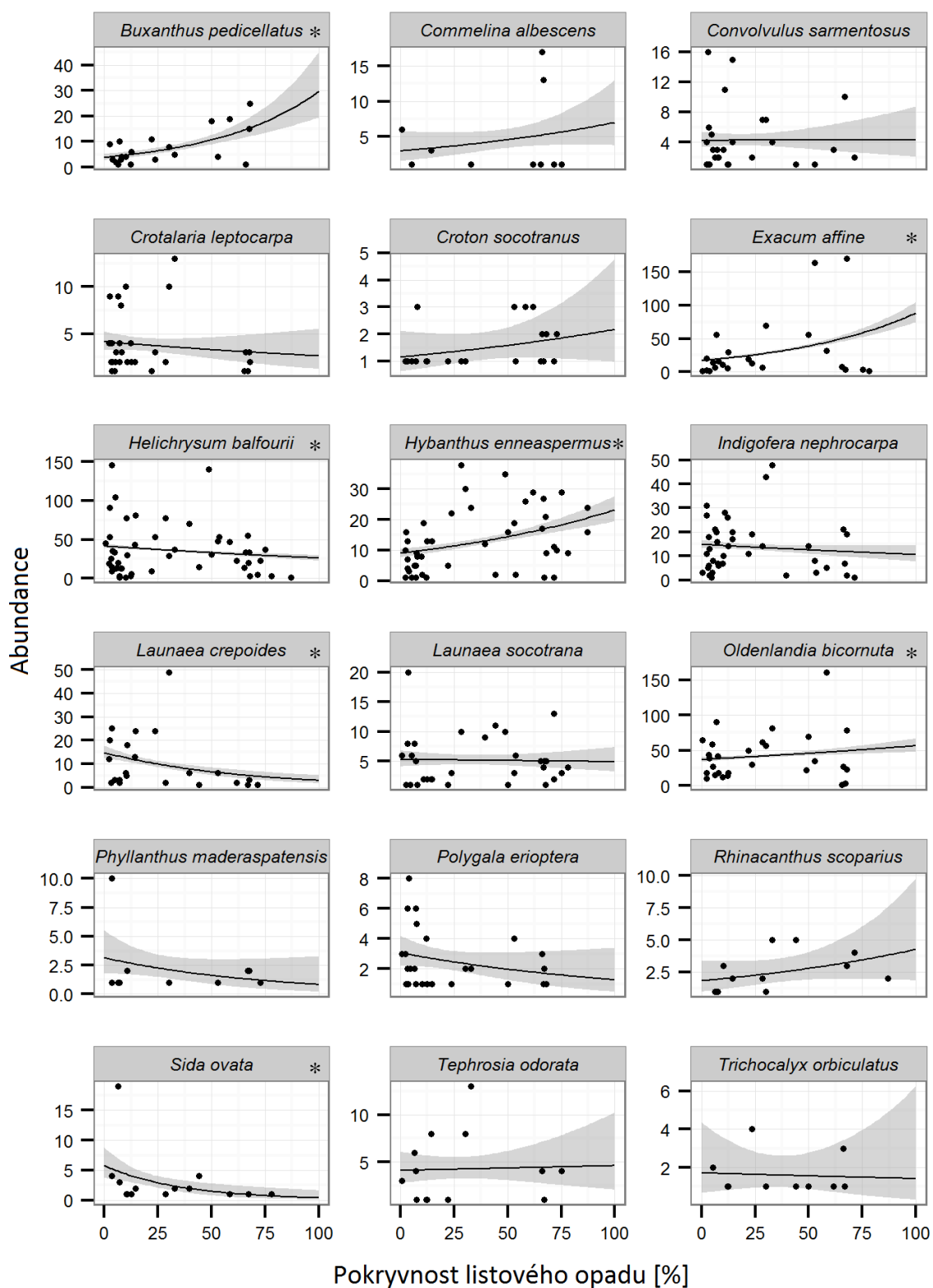


## Specialisté otevřené plochy



**Obr. 19** Grafické znázornění modelů závislosti počtů jedinců (abundancí) jednotlivých druhů podrovníků specialistů a specialistů otevřených ploch na pokryvnosti listového opadu. Použity byly zobecněné lineární modely (GLM) s Poissonovým rozdělením chyb. Statisticky významné modely ( $p < 0,05$ ) jsou označeny symbolem \* za jménem druhu.

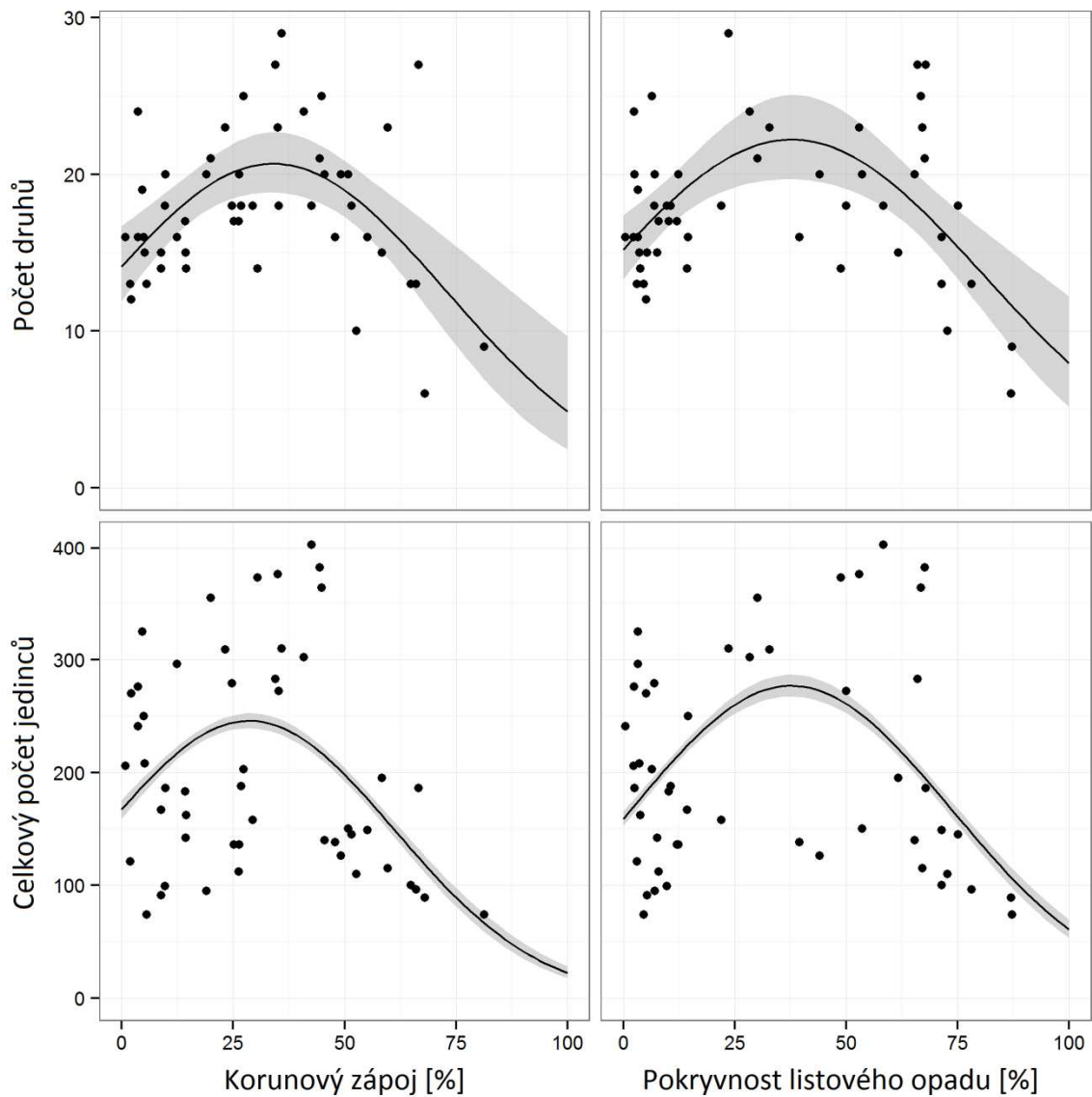
## Generalisté



**Obr. 20** Grafické znázornění modelů závislosti počtů jedinců (abundancí) jednotlivých druhů generalistů na pokryvnosti listového opadu. Použity byly zobecněné lineární modely (GLM) s Poissonovým rozdělením chyb. Statisticky významné modely ( $p < 0,05$ ) jsou označeny symbolem \* za jménem druhu.



Analýza vlivu korunového zápoje a pokryvnosti listového opadu na množství druhů a celkovou početnost rostlin (počet jedinců všech druhů jak v podrostu, tak na otevřené ploše bez rozlišení jednotlivých skupin druhů (specialisté, generalisté, neklasifikované)) ukázala unimodální závislost těchto proměnných (Obr. 21). V případě množství druhů byla predikční schopnost korunového zápoje a pokryvnosti opadu srovnatelná ( $\Delta AICc = 0,54$ ), avšak celkový počet jedinců byl lépe predikován korunovým zápojem ( $\Delta AICc = 31,90$ ). Nejvyšší hodnoty dosahovala druhová bohatost při korunovém zápoji 34 % a pokryvnosti listového opadu 38 % (Obr. 21). Celkový počet jedinců byl nejvyšší při hodnotě korunového zápoje 29 % a pokryvnosti listového opadu 38 % (Obr. 21). Hodnoty korunového zápoje a pokryvnosti listového opadu vztahující se k nejvyššímu druhovému bohatství a počtu jedinců byly zaznamenány pouze v podrostu, avšak odpovídají dolnímu konci rozsahu hodnot, kterých zde zápoj a pokryvnost opadu dosahovaly. Za těchto podmínek se v podrostu mohli vyskytovat jak podrostní specialisté, tak specialisté otevřených ploch, a tato skutečnost byla příčinou velkého druhového bohatství a počtu jedinců rostlin. Na horním konci rozsahu zmíněných faktorů prostředí byl podrost tvořen pouze několika málo druhy s malým počtem individuí a společenstvu dominovaly druhy *Hypoestes pubescens* a *Pulicaria diversifolia*.



**Obr. 21** Modely závislosti počtu druhů a celkového množství jedinců na korunovém zápoji a pokryvnosti listového opadu. Použit byl zobecněný lineární model s Poissonovým rozložením chyb a výpočet byl proveden pomocí kvadratického polynomu. Všechny modely jsou statisticky významné ( $p < 0,001$ ). V případě počtu druhů byla predikční schopnost korunového zápoje a pokryvnosti opadu srovnatelná ( $\Delta AICc = 0,54$ ), avšak celkový počet jedinců byl lépe predikován korunovým zápojem ( $\Delta AICc = 31,90$ ).

## Vlastnosti rostlin a výskyt endemitů v podrostu a na otevřené ploše a v rámci skupin druhů

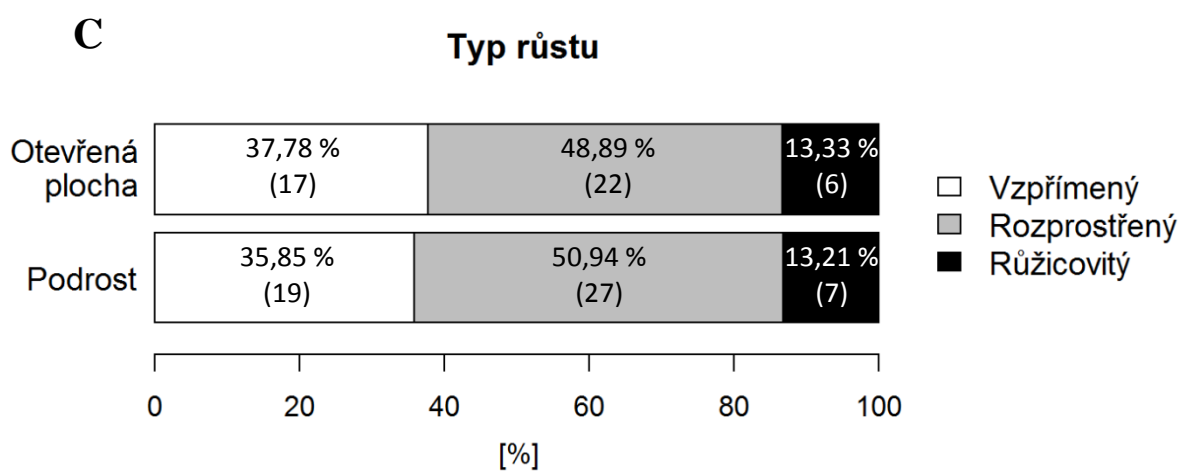
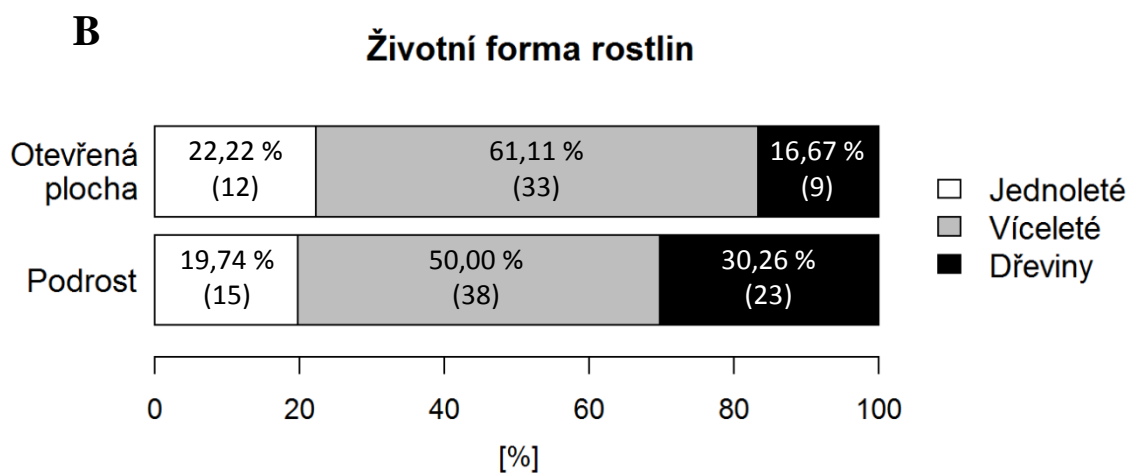
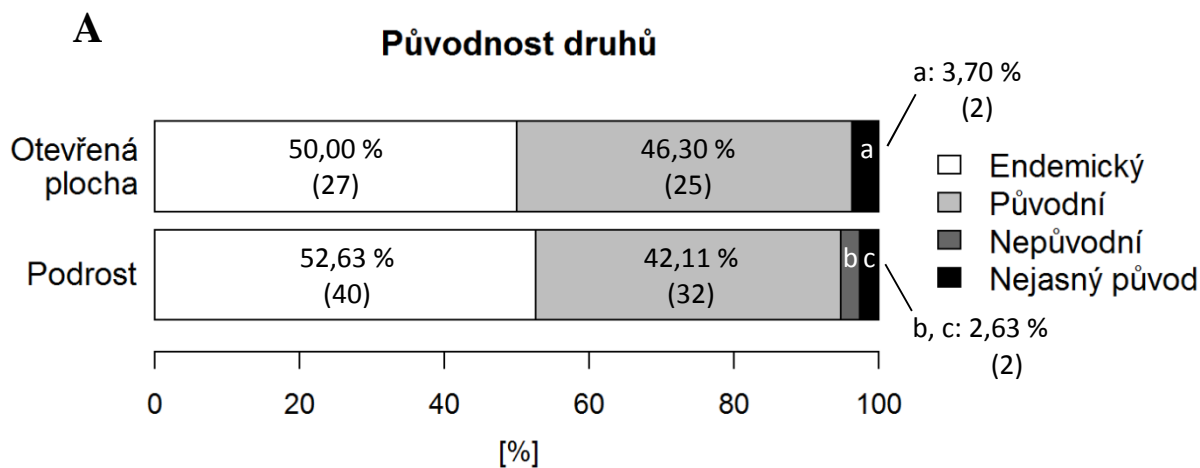
V podrostu dračinců se vyskytovalo větší množství endemitů (40 druhů) než na otevřené ploše (27 druhů). Počet původních druhů byl v podrostu rovněž vyšší (32 druhů) než mimo podrost (25 druhů). Relativní zastoupení endemických a původních druhů v obou biotopech se však výrazněji nelišilo (Obr. 22A). V obou biotopech byly shodně nalezeny 2 druhy nejasného původu. Nepůvodní druhy (2) byly nalezeny pouze v podrostu, přičemž jeden byl klasifikován jako podrostopní specialista a další nebyl klasifikován (viz dále). Mezi podrostopními specialisty bylo 7 druhů endemických, 3 endemity byly klasifikovány jako specialisté otevřené plochy, mezi generalisty bylo 11 endemitů a dalších 19 endemických druhů bylo mezi neklasifikovanými druhy. Nepůvodním podrostopním specialistou byl původem americký, v současnosti však již kosmopolitně rozšířený (Miller & Morris, 2004) druh *Ageratum conyzoides* a podrostopním specialistou byl rovněž *Oxalis corniculata*, který je nyní také kosmopolitně rozšířen a jeho původní areál je nejasný (Vaio et al., 2013). Ve skupině specialistů otevřené plochy nebyly zaznamenány žádné nepůvodní druhy, ani druhy s nejasným původem. Mezi generalisty se nepůvodní druhy rovněž nevyskytovaly, nalezen byl pouze druh s nejasným původem, a to *Evolvulus alsinoides*. Jediným nepůvodním druhem mezi neklasifikovanými druhy byl *Anagallis arvensis*. V této skupině byl zaznamenán i druh *Portulaca oleracea*, jehož původ je nejasný (Matthews et al., 1993). Relativní zastoupení druhů endemických, původních, nepůvodních a druhů nejasného původu v jednotlivých skupinách druhů dle jejich příslušnosti k biotopu se příliš nelišilo (Obr. 23). Na úrovni stromů, tedy jednotlivých čtveřic snímků umístěných v podrostu a v okolí každého z analyzovaných dračinců, byl zaznamenán statisticky významně vyšší výskyt endemických druhů v podrostu oproti otevřené ploše (Tab. 5). Další významný rozdíl byl nalezen v případě nepůvodních druhů, které se rovněž vyskytovaly ve větším množství v podrostu než mimo něj (Tab. 5). Podíl endemitů se zvyšoval s rostoucí pokryvností opadu a s rostoucím korunovým zápojem (Obr. 26).

Počet druhů jednoletých bylin nalezených v podrostu (15 druhů) se příliš nelišil od počtu druhů těchto bylin v otevřené ploše (12 druhů). Rovněž počet víceletých druhů (bylin a polokeřů) v podrostu (38 druhů) se výrazněji nelišil od počtu v otevřené ploše (33 druhů). Největší rozdíl byl zaznamenán v případě přítomných dřevin, kterých se v podrostu vyskytovalo 23 druhů, avšak mimo něj bylo zaznamenáno pouze 9 druhů.

Vzájemný poměr sledovaných kategorií životní formy druhů byl v podrostu ve srovnání s otevřenou plochou charakterizován vyšším podílem dřevin na úkor víceletých nedřevnatých či jen na bázi dřevnatějících druhů (Obr. 22B). Zastoupení jednotlivých životních forem rostlin v rámci skupin druhů dle jejich afinity k biotopu se odlišovalo (Obr. 24). Nejvýznamnějším rozdílem byla nepřítomnost dřevin mezi specialisty otevřené plochy a vysoký podíl dřevin mezi druhy, které nebylo možné klasifikovat dle jejich příslušnosti k biotopu (Obr. 24). Důvodem vysokého podílu dřevin mezi neklasifikovanými druhy byl jejich typicky ojedinělý výskyt oproti druhům bylinným, které byly na rozdíl od dřevin obvykle zastoupeny vyšším počtem jedinců a mohly tak být klasifikovány dle své afinity k podrostu či otevřené ploše. Průměrný počet dřevnatých druhů (bez polokeřů) nalezených ve čtveřicích snímků (úroveň jednoho stromu) v podrostu byl oproti čtveřicím snímků z otevřené plochy statisticky významně vyšší (Tab. 5). S rostoucí pokryvností opadu a s rostoucím korunovým zápojem se zvyšoval podíl dřevin na úkor víceletých druhů bylin a polokeřů, avšak podíl jednoletých druhů zůstával víceméně neměnný (Obr. 27).

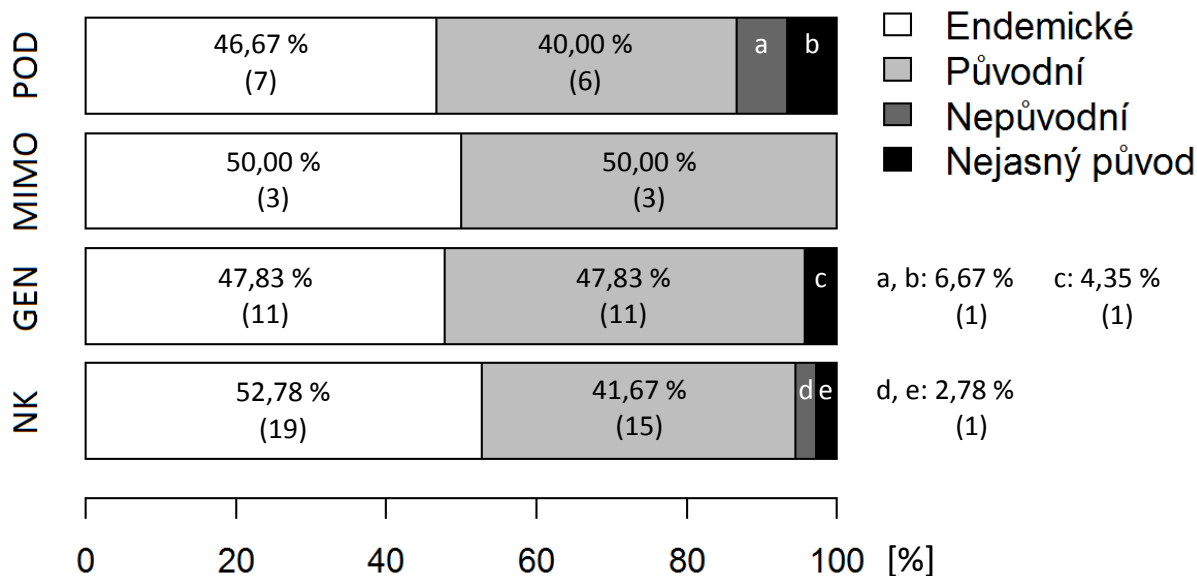
Zastoupení jednotlivých typů růstu (vzpřímený, rozprostřený, růžicovitý) v podrostu a v otevřené ploše se výrazněji nelišilo, a to jak z pohledu absolutních počtů druhů, tak relativních četností druhů (Obr. 22C). V rámci jednotlivých skupin druhů již byly patrné rozdíly, zejména absence růžicovitých druhů mezi podrostitními specialisty (Obr. 25). Převládajícím typem růstu, s výjimkou skupiny neklasifikovaných druhů, byl růst rozprostřený; v případě neklasifikovaných druhů bylo množství vzpřímeně rostoucích a rozprostřených druhů shodné (Obr. 25). Na úrovni jednotlivých stromů byl průměrný počet vzpřímených druhů ve snímcích v podrostu statisticky významně vyšší než v otevřené ploše (Tab. 5). Průměrný počet růžicovitých druhů byl naopak významně vyšší v otevřené ploše a počet druhů rozprostřených se mezi biotopy významně nelišil (Tab. 5). Zastoupení druhů s rozprostřeným růstem se s rostoucí pokryvností opadu a s rostoucím korunovým zápojem významněji neměnilo, zvyšoval se však podíl vzpřímených druhů na úkor druhů tvořících bazální růžice (Obr. 28).

Z hlediska atraktivnosti přítomných rostlin pro dobytek nebyl mezi biotopy ani v rámci skupin druhů rozdíl, protože převážná většina druhů byla spásána alespoň některým typem dobytka, nespásané byly pouze 4 druhy, u 2 druhů nebyla informace o jejich atraktivnosti pro dobytek k dispozici. Přehled jednotlivých druhů rostlin a typů dobytka, který je požívá, je spolu s dalšími znaky rostlin uveden v Tab. 6.



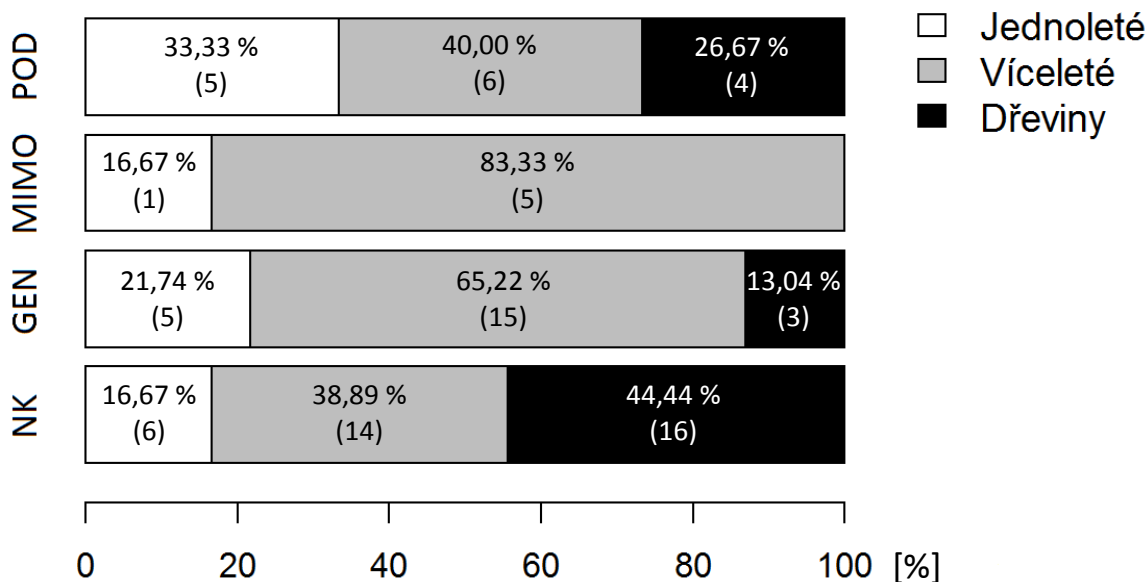
**Obr. 22** Zastoupení jednotlivých znaků rostlin ve vegetaci podrostu a otevřené plochy. Pod procentuálním podílem hodnoty sledovaného znaku v každém z biotopů jsou v závorce uvedeny absolutní počty druhů rostlin s danou hodnotou znaku.

## Původnost druhů

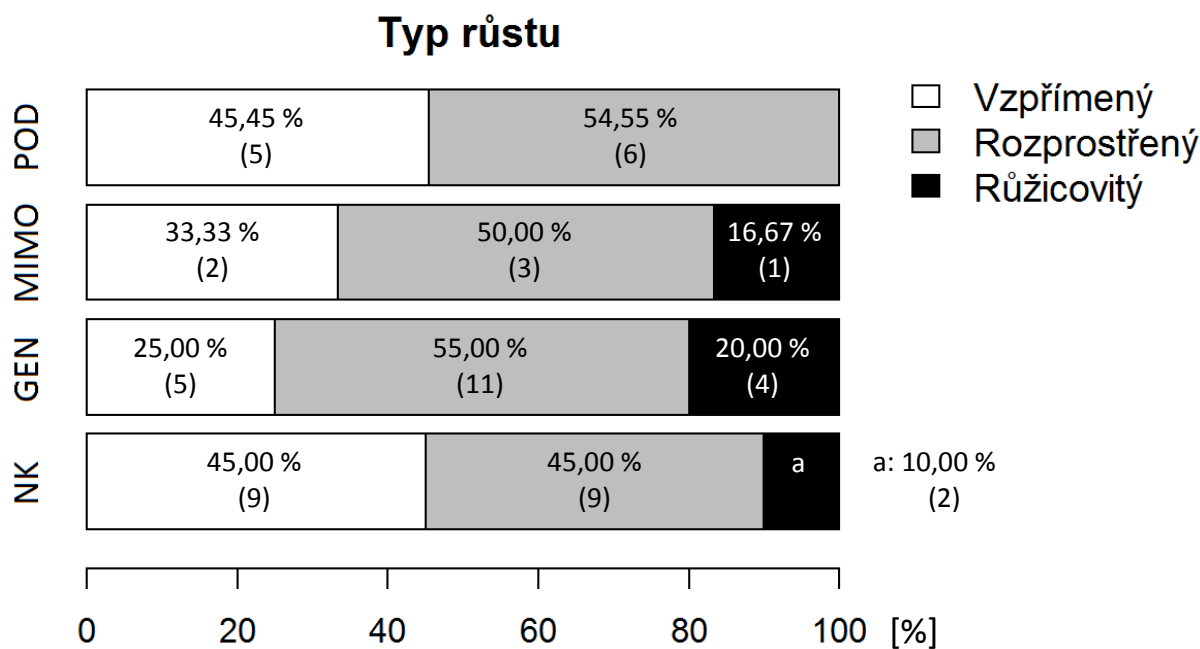


**Obr. 23** Zastoupení rostlinných druhů endemických, původních, nepůvodních a druhů nejasného původu v jednotlivých skupinách druhů (POD – podrostní specialisté, MIMO – specialisté otevřených ploch, GEN – generalisté, NK – neklasifikované druhy). V závorce jsou uvedeny absolutní počty druhů rostlin.

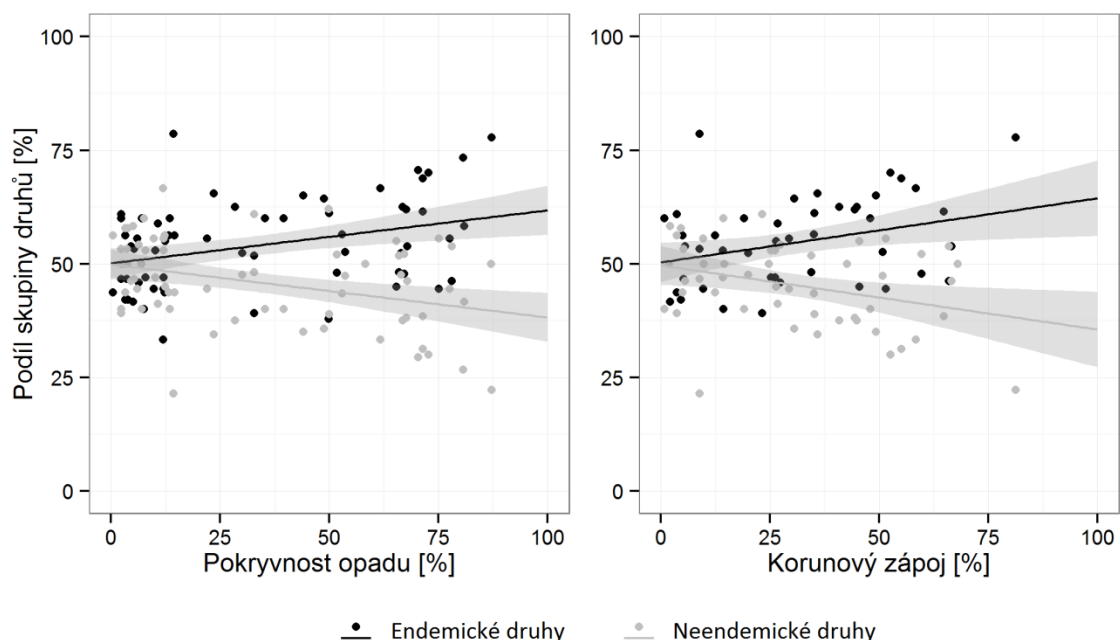
## Životní forma rostlin



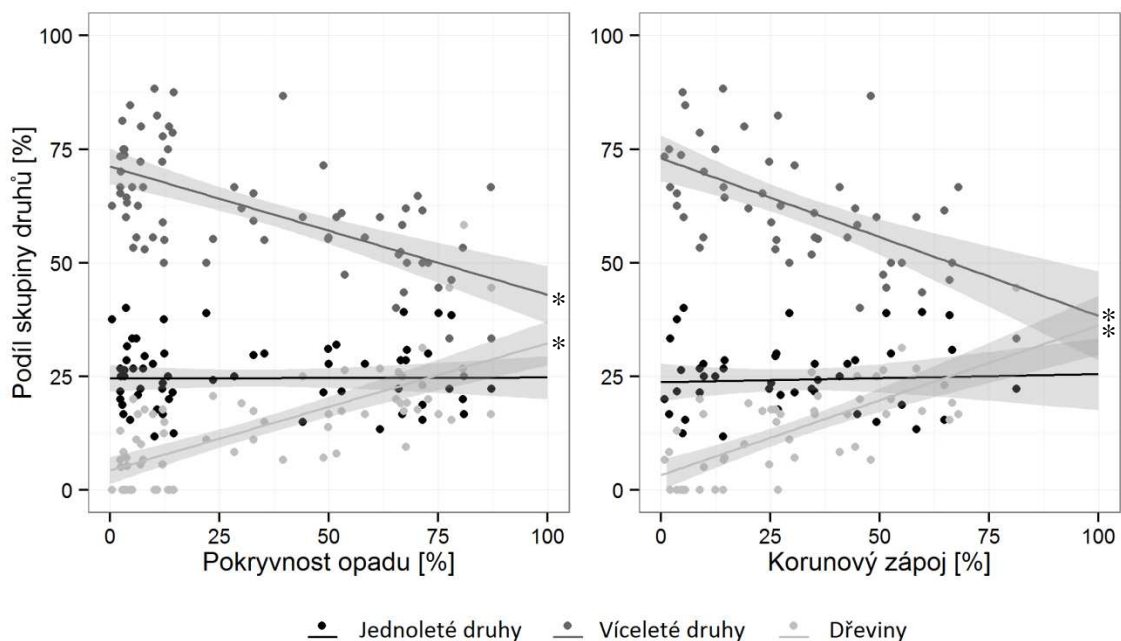
**Obr. 24** Zastoupení jednoletých bylin, víceletých rostlin (bylin a polokeřů) a dřevin v jednotlivých skupinách druhů (POD – podrostní specialisté, MIMO – specialisté otevřených ploch, GEN – generalisté, NK – neklasifikované druhy). V závorce jsou uvedeny absolutní počty druhů rostlin.



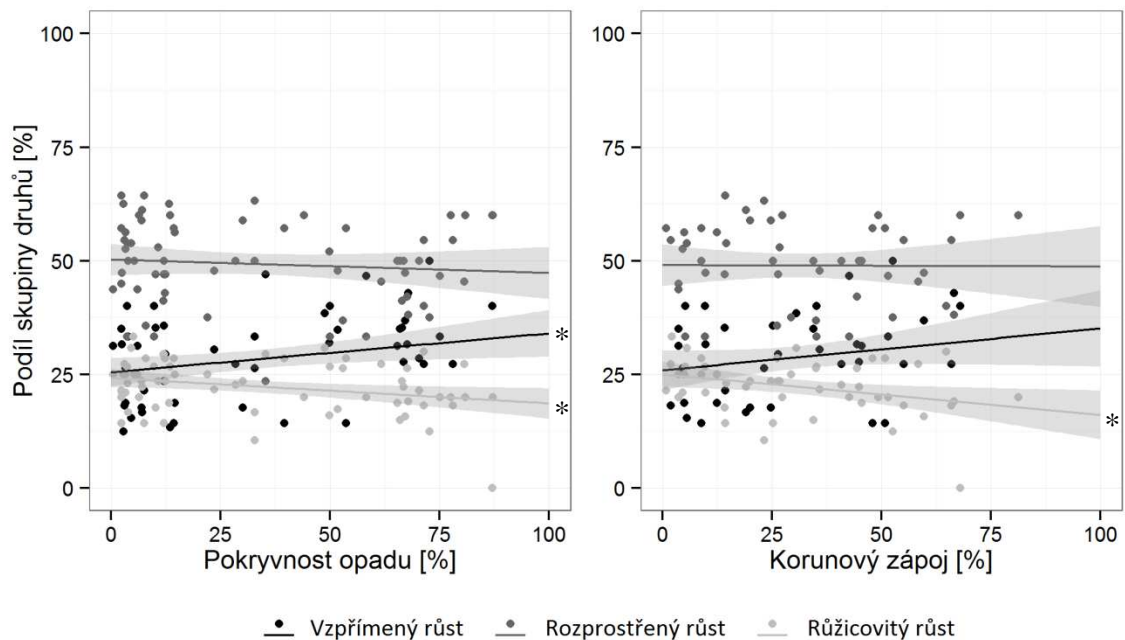
**Obr. 25** Zastoupení druhů rostlin se vzpřímeným, rozprostřeným a růžicovitým růstem v jednotlivých skupinách druhů (POD – podrostní specialisté, MIMO – specialisté otevřených ploch, GEN – generalisté, NK – neklasifikované druhy). V závorce jsou uvedeny absolutní počty druhů.



**Obr. 26** Vliv pokryvnosti opadu a korunového zápoje na zastoupení endemických a neendemických druhů. Použit byl zobecněný lineární model s normálním rozdělením chyb. Všechny zobrazené modely závislosti jsou statisticky významné ( $p < 0,05$ ).



**Obr. 27** Vliv pokryvnosti opadu a korunového zápoje na zastoupení jednoletých a víceletých druhů a dřevin. Použit byl zobecněný lineární model s normálním rozdělením chyb. Významné modely ( $p < 0,05$ ) jsou označeny symbolem „\*“.



**Obr. 28** Vliv pokryvnosti opadu a korunového zápoje na zastoupení druhů se vzpřímeným, rozprostřeným a růžicovitým růstem. Použit byl zobecněný lineární model s normálním rozdělením chyb. Významné modely ( $p < 0,05$ ) jsou označeny symbolem „\*“.



**Tab. 5**

Porovnání průměrných počtů druhů s daným znakem vyskytujících se na čtveřicích snímků v podrostu a v otevřené ploše. Statisticky významné rozdíly jsou uvedeny tučným písmem.

	Průměrný počet ± směr. odch.		Párový t-test	Wilcoxonův test
	Podrost	Otevřená plocha	p	p
Endemické druhy	<b>10,53 ± 3,20</b>	<b>8,56 ± 0,32</b>	<b>0,001</b>	-
Původní druhy	7,79 ± 3,62	8,12 ± 0,35	0,553	-
Nepůvodní druhy	<b>0,18 ± 0,46</b>	<b>0,00 ± 0,00</b>	-	<b>0,043</b>
Druhy nejasného původu	0,32 ± 0,53	0,15 ± 0,06	-	0,126
Jednoleté druhy	4,74 ± 2,35	4,15 ± 0,24	-	0,056
Víceleté druhy	10,44 ± 3,99	11,50 ± 0,40	0,166	-
Dřeviny	<b>3,65 ± 1,55</b>	<b>1,18 ± 0,21</b>	-	<b>0,000</b>
Vzpřímený růst	<b>4,79 ± 2,33</b>	<b>4,06 ± 0,25</b>	-	<b>0,020</b>
Rozprostřený růst	7,18 ± 2,98	7,91 ± 0,32	0,250	-
Růžicovitý růst	<b>3,21 ± 1,32</b>	<b>3,68 ± 0,12</b>	-	<b>0,034</b>

**Tab. 6**

Přehled vlastností a znaků zaznamenaných druhů rostlin.

	Druh	Výskyt		Původ	Životní forma	Typ růstu	Pastva
		Podrost	Otevřená plocha				
POD	<i>Acalypha indica</i>	ano	ano	původní	jednoletá	vzpřímený	h, k, o
	<i>Ageratum conyzoides</i>	ano	ne	nepůvodní	jednoletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Allophylus rubifolius</i>	ano	ano	původní	dřevina	-	h, k, o, v
	<i>Asystasia gangetica</i>	ano	ne	původní	víceletá	rozprostřený	h, k
	<i>Blepharis maderaspatensis</i>	ano	ne	původní	jednoletá	rozprostřený	k, o
	<i>Dracaena cinnabari</i>	ano	ano	endemický	dřevina	-	h, k, o, v
	<i>Erucastrum rostratum</i>	ano	ano	endemický	jednoletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Euryops arabicus</i>	ano	ne	původní	dřevina	-	nespásán
	<i>Hypoestes pubescens</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	h, k, v, os
	<i>Oldenlandia balfourii</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	k, o
	<i>Oxalis corniculata</i>	ano	ne	nejasný	víceletá	rozprostřený	k, o
	<i>Pulicaria diversifolia</i>	ano	ano	endemický	víceletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Ruellia patula</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	h, k, o, v, os
	<i>Trichodesma laxiflorum</i>	ano	ano	endemický	jednoletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
<i>Withania adunensis</i>	ano	ano	endemický	dřevina	-	h, k, o	
MIMO	<i>Convolvulus hildebrandtii</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	k, o
	<i>Corchorus erodioides</i>	ano	ano	endemický	víceletá	růžicovitý	h, k, o, v, os
	<i>Endostemon tenuiflorus</i>	ano	ano	původní	víceletá	vzpřímený	k, o
	<i>Euphorbia kischenensis</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	k, o
	<i>Melhania muricata</i>	ano	ano	původní	víceletá	vzpřímený	h, k, o
	<i>Portulaca quadrifida</i>	ano	ano	původní	jednoletá	rozprostřený	h, k, o
GEN	<i>Buxanthus pedicellatus</i>	ano	ano	původní	dřevina	-	nespásán
	<i>Commelina albescens</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	h, k, o, v, os
	<i>Convolvulus sarmentosus</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	h, k, o
	<i>Crotalaria leptocarpa</i>	ano	ano	původní	jednoletá	rozprostřený	h, k, o
	<i>Croton socotranus</i>	ano	ano	endemický	dřevina	-	h, k, o, os
	<i>Evolvulus alsinoides</i>	ano	ano	nejasný	víceletá	rozprostřený	h, k, o, v, os
	<i>Exacum affine</i>	ano	ano	endemický	jednoletá	vzpřímený	k, o
	<i>Glossonema revoili</i>	ano	ano	původní	víceletá	vzpřímený	h, k, o, v, os

**Tab. 6 – pokračování**

	Druh	Výskyt					
		Podrost	Otevřená plocha	Původ	Životní forma	Typ růstu	Pastva
GEN	<i>Helichrysum balfourii</i>	ano	ano	endemický	jednoletá	růžicovitý	k, o
	<i>Hybanthus enneaspermus</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	h, k, o, v, os
	<i>Indigofera nephrocarpa</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	k, o
	<i>Launaea crepoides</i>	ano	ano	endemický	víceletá	růžicovitý	k, o
	<i>Launaea socotrana</i>	ano	ano	endemický	víceletá	růžicovitý	h, k, o, v, os
	<i>Lavandula nimmoi</i>	ano	ano	endemický	víceletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Nanorrhinum hastatum</i>	ano	ano	původní	jednoletá	vzpřímený	k, o
	<i>Oldenlandia bicornuta</i>	ano	ano	endemický	jednoletá	růžicovitý	k, o
	<i>Orthosiphon pallidus</i>	ano	ano	původní	víceletá	vzpřímený	h, k, o
	<i>Phyllanthus maderaspatensis</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	h, k
	<i>Polygala erioptera</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	k, o
	<i>Rhinacanthus scoparius</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	k, o, v, os
	<i>Sida ovata</i>	ano	ano	původní	víceletá	rozprostřený	n/a
	<i>Tephrosia odorata</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	v
	<i>Trichocalyx orbiculatus</i>	ano	ano	endemický	dřevina	-	h, k, o, v, os
NK	<i>Abutilon fruticosum</i>	ano	ano	původní	víceletá	vzpřímený	k, o
	<i>Adiantum balfourii</i>	ano	ne	původní	víceletá	vzpřímený	k, o
	<i>Aloe perryi</i>	ano	ano	endemický	dřevina	-	k, o
	<i>Anagallis arvensis</i>	ano	ne	nepůvodní	jednoletá	rozprostřený	d
	<i>Asparagus africanus</i>	ano	ne	původní	dřevina	-	h, k, o, v, os
	<i>Ballochia atro-virgata</i>	ano	ano	endemický	dřevina	-	h, k, o
	<i>Barleria tetraacantha</i>	ano	ano	endemický	víceletá	vzpřímený	k, v, os
	<i>Campylanthus spinosus</i>	ne	ano	původní	víceletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Cissus hamaderoensis</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	k, o
	<i>Coelocarpum socotranum</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, o, v, os
	<i>Convolvulus socotrus</i>	ano	ano	původní	jednoletá	rozprostřený	n/a
	<i>Craterostigma pumilum</i>	ano	ano	původní	víceletá	růžicovitý	d
	<i>Crotalaria spinosa</i>	ano	ne	původní	jednoletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Crotalaria strigulosa</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	h, k
	<i>Cryptolepis intricata</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, o, v, os
	<i>Cyperus rubicundus</i>	ne	ano	původní	jednoletá	vzpřímený	h, k, o, v, os
	<i>Cystostemon socotranus</i>	ano	ano	endemický	víceletá	vzpřímený	k, v, os
	<i>Dicliptera effusa</i>	ano	ne	endemický	víceletá	rozprostřený	h, k, o
	<i>Echidnopsis</i> sp.	ano	ne	endemický	víceletá	rozprostřený	h, k, o
	<i>Euphorbia schimperii</i>	ano	ne	původní	dřevina	-	k, o, v
	<i>Euphorbia spiralis</i>	ano	ne	endemický	víceletá	vzpřímený	nespásán
	<i>Ficus cordata</i>	ano	ne	původní	dřevina	-	k, os
	<i>Heliotropium nigricans</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, o, v, os
	<i>Jatropha unicastata</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	nespásán
	<i>Leucas kischenensis</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	d
	<i>Leucas virgata</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, o
	<i>Lycium sokotranum</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, o, v, os
	<i>Pavonia arabica</i>	ano	ano	původní	víceletá	vzpřímený	h, k, o, os
	<i>Plantago amplexicaulis</i>	ano	ne	původní	jednoletá	růžicovitý	h, k, o, v, os
	<i>Portulaca oleracea</i>	ne	ano	nejasný	jednoletá	rozprostřený	h, k, o
	<i>Rhus thyrsoiflora</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, v
	<i>Senna holosericea</i>	ne	ano	původní	víceletá	rozprostřený	h, k, o, v, os
<i>Solanum cordatum</i>	ano	ne	původní	víceletá	rozprostřený	h, k, v, os	
<i>Solanum incanum</i>	ano	ano	původní	dřevina	-	h, k, o, v, os	
<i>Tragia balfouriana</i>	ano	ano	endemický	víceletá	rozprostřený	h, k, o, v	
<i>Zygocarpum coeruleum</i>	ano	ne	endemický	dřevina	-	h, k, o, v	

POD – podrostitní specialisté, MIMO – specialisté otevřených ploch, GEN – generalisté, NK – neklasifikované druhy.

h – hovězí dobytek, k – kozy, o – ovce, v – velbloudi, os – osli, d – dobytek bez bližšího rozlišení, n/a – údaj není k dispozici.

### 4.3 Diskuse

Sokotra je domovem společenstev rostlin unikátních vysokým podílem endemických druhů a v tomto ohledu patří mezi nejbohatší na světě (Banfield et al., 2011). Existence populací dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*), který je ikonickým stromovitým druhem ostrova a rovněž jeho endemitem, je v současné době ohrožena nedostatečnou regenerací porostů a odumírání starých stromů bez jejich nahrazování mladými jedinci povede pravděpodobně k drastické redukci populací již v blízké budoucnosti (Adolt & Pavliš, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009). Z výsledků uvedených v předchozí podkapitole vyplývá, že pokračující úbytek dračinců nezasáhne pouze jeho vlastní populace, ale bude mít rovněž značný negativní účinek na diverzitu dalších rostlin Sokotry, který se projeví především výraznou homogenizací vegetace. Úbytkem dračinců budou negativně ovlivněny především druhy klasifikované v předchozím textu jako podrovní specialisté, včetně několika endemických druhů, a počty jedinců těchto druhů budou podstatně sníženy na úroveň, ve které se nyní vyskytují na otevřených plochách mimo podrost (Tab. 1). Ve srovnání s otevřenou plochou se v podrostu dračinců vyskytuje nejen větší množství specializovaných druhů, ale je zde rovněž vyšší celkové druhové bohatství. Analýza vlastností a znaků rostlin ukázala, že se v podrostu oproti otevřené ploše vyskytuje větší počet endemických druhů a také je zde větší rozmanitost druhového složení dřevin (viz diskuse v kapitole 5.3). Rovněž zastoupení ojediněle se vyskytujících druhů je vyšší v podrostu. Odhalení koncentrace méně hojných druhů pod korunami dračinců je spíše nenápadným výsledkem této disertační práce, protože ojedinělé druhy nejsou zohledněny v klasifikaci druhů podle jejich příslušnosti k podrostu či otevřeným plochám, avšak tyto podrovní populace by mohly být klíčovým zdrojem semen, který umožňuje udržení těchto vzácných druhů také v otevřených plochách. Vymizení podrovních populací by tak mohlo ohrozit existenci těchto druhů i mimo podrost. I méně hojné druhy mohou hrát významnou roli v udržování ekosystémových procesů (Lyons et al., 2005; Mouillot et al., 2013) a jejich velké zastoupení v podrostu dračinců ještě více zdůrazňuje význam úsilí pro záchranu tohoto ikonického druhu.

Větší heterogenitu (beta diverzitu) druhového složení podrovních ploch lze vysvětlit širším rozpětím faktorů prostředí pod korunami dračinců. Rozpětí hodnot korunového zápoje zjištěné u podrovních ploch bylo dvakrát větší než rozpětí hodnot tohoto faktoru v otevřených plochách. Rovněž rozpětí pokryvnosti listového opadu bylo

v podrostu třikrát větší než v otevřených plochách. Výsledky studie ukazují, že tato velká heterogenita prostředí poskytnuta jediným stromovitým druhem umožňuje výskyt většímu množství druhů než homogennější podmínky panující mimo prostor krytý korunami dračinců. Spolu s možnou ztrátou dračinců vymizí i tato důležitá variabilita světelných a půdních podmínek, jelikož nahrazení dračinců jiným stromovitým druhem je značně nepravděpodobné. Tuto skutečnost lze vyvodit ze stavu dračincových porostů v okolí Firmihinu, kde dračince v důsledku jejich pokročilého úbytku tvoří značně roztroušené porosty (Attorre et al., 2007) a neprobíhá zde expanze jiného stromovitého druhu (viz podkapitola 5.2 a Tab. 7).

Zjištěné výsledky také potvrzují nedostatek aktivního zmlazování dračince na Firmihinu, tedy v jeho nejrozsáhlejším porostu na Sokotře, na což upozorňovaly i dříve provedené studie (Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013). V celkovém počtu 272 snímků vegetace bylo nalezeno pouze 32 semenáčků dračince (s výjimkou dvou semenáčků byly všechny nalezeny v podrostu), přičemž žádný z nich nebyl starší než několik měsíců (Obr. 3). Tato skutečnost demonstruje, že semena dračince jsou schopná přirozeně vyklíčit a vytvořit semenáčky, avšak k regeneraci porostů přesto nedochází, protože všechny nové semenáčky brzy po vzejití odumírají, s největší pravděpodobností v důsledku spásení či sucha (Miller & Morris, 2004). Příhodné podmínky, které dračince vytváří pod svými korunami a které pozitivně působí na řadu dalších druhů, nejsou dostatečně příhodné pro zajištění prospívání semenáčků vlastního druhu. Dospělé dračince by hypoteticky mohly mít dokonce negativní vliv na konspicivní semenáčky, jelikož model závislosti počtu semenáčků na korunovém zápoji indikoval statisticky významnou negativní závislost (Tab. 3). Z důvodu malého počtu nalezených semenáčků však není možné tento vliv potvrdit a za tímto účelem by bylo třeba provést další specificky navržený experimentální výzkum, který by bral v úvahu i tlak pastvy a další možné faktory.

Důležitým faktorem utvářejícím složení rostlinných společenstev je pastva (Milchunas & Lauenroth, 1993; Adler et al., 2001). Silný pastevní tlak může anulovat pozitivní působení stromů na podrostní vegetaci a následně vést k homogenizaci vegetace (Belsky et al., 1993; Abule et al., 2005; Abdallah et al., 2012). Jelikož je celé území studované lokality dlouhodobě vystaveno nadměrné pastvě koz, ovcí a v menší míře i oslů a velbloudů, lze předpokládat, že vyloučení pastvy by vedlo k větším rozdílům v druhovém složení a bohatosti vegetace v podrostu dračinců a na otevřených plochách. Skutečnost, že by pastva měla pouze malý nebo dokonce neměla žádný efekt

na složení vegetace zájmového území, je vysoce nepravděpodobná, protože s výjimkou několika málo druhů jsou všechny nalezené rostlinné druhy dobyt看 vyhledávanými pícními rostlinami (Miller & Morris, 2004) a velká část rostlin zastižených vegetačními snímky vykazovala viditelné stopy spásání. Vliv nadměrné pastvy umocňovaný postupující aridifikací klimatu Sokotry byl rovněž identifikován jako nejpravděpodobnější příčina nedostatečné regenerace dračincových porostů (Brown & Mies, 2012). Jelikož vlivu dlouhodobého vysychání nelze jednoduše zabránit, jeví se vyloučení pastvy jako nejvíce efektivní způsob k zajištění přežití semenáčků dračince a následně i druhů, které nachází příhodné podmínky v podrostu dračinců. Vyloučení pastvy by znamenalo nejen zabránění přímému spásání semenáčků dračince, ale rovněž by vedlo k výrazné změně ve struktuře bylinného patra, které by následně poskytováním příhodnějšího mikroklimatu mohlo rovněž pozitivně působit na přežití semenáčků (Obr. 29).

Důvodem použití korunového zápoje a pokryvnosti listového opadu jako vysvětlujících proměnných pro pozorované rozdíly v druhovém bohatství a početnosti jedinců rostlin byla relativně snadná měřitelnost těchto faktorů a jejich předpokládaná korelace s dalšími faktory prostředí. Korunový zápoj i pokryvnost listového opadu tak byly použity jako zástupné vysvětlující proměnné, od jejichž hodnoty se odvíjí hodnota dalších faktorů, které mají přímý vliv na vegetaci. Dračinec ovlivňuje prostředí svého podrostu díky husté deštníkovité koruně, která poskytuje stín a umožňuje sběr vzdušné vlhkosti v podobě mlh a rosy (Beyhl, 1996), která pak obohacuje půdu v podkorunovém prostoru. Výskyt populací dračince na Sokotře je vázán především na lokality s jihozápadní expozicí (Attorre et al., 2007), které jsou vystavené působení jihozápadního letního monzunu přinášejícího vlhkost (Habrová et al., 2007; Scholte & De Geest, 2010). Důsledkem této situace je častá tvorba mlh v oblastech s výskytem dračinců (Scholte & De Geest, 2010). Měření z mlhy odvozeného množství vlhkosti na plošině Dixam přiléhající k zájmové lokalitě ukázalo, že tato vlhkost může tvořit až dvě třetiny celkové vlhkosti vstupující do prostředí (Scholte & De Geest, 2010). Obdobné hodnoty byly naměřeny v sezónním mlžném lese v horách ománského Dafáru (Hildebrandt & Eltahir, 2006; Abdul-Wahab et al., 2009). Dalším procesem, který by se mohl podílet na zlepšování vlhkostních poměrů v blízkosti dračinců, je hydraulický zdvih vody (Richards & Caldwell, 1987), prostřednictvím kterého je voda kořeny hluboko kořenících druhů vytahována z hlubších půdních horizontů a následně uvolňována do suchých povrchových vrstev půdy, kde může být k dispozici dalším druhům rostlin.

Jedním ze studovaných faktorů, které ovlivňují složení rostlinných společenstev v blízkosti dračinců, bylo množství akumulovaného listového opadu dračince. Listový opad může mít jak pozitivní, tak i negativní vliv na vzcházení a růst rostlin a jeho působení se může uskutečňovat prostřednictvím množství fyzikálních a chemických procesů (Facelli & Pickett, 1991). Silná vrstva odumřelých listů dračince nahromaděná v blízkosti některých stromů brání růstu rostlin a tato skutečnost je nejpravděpodobnější příčinou výskytu vysokého počtu druhů i jedinců rostlin v plochách s nízkými až středními hodnotami pokryvnosti listového opadu a korunového zápoje. Bohatost společenstva je zde navíc umocňována ekotonovým efektem, protože v podmínkách těchto hodnot uvedených faktorů se společně potkávají druhy specializované na podrost s druhy specializovanými na otevřené plochy.

Mnohé ze studií zabývajících se pozitivními a negativními interakcemi mezi rostlinami zdůraznili význam facilitace v rostlinných komunitách v prostředí s limitovanou dostupností zdrojů, ve kterém některé úspěšně etablované rostliny zmírňují nepříznivost podmínek prostředí a jejich dopad na rostliny ve své blízkosti (Brooker & Callaghan, 1998; Lortie & Callaway, 2006; Brooker et al., 2008; Gómez-Aparicio, 2009; Martorell & Freckleton, 2014). Ekosystém studovaný v této disertační práci je typický limitovanou dostupností vody, vysokými teplotami a nepříliš vyvinutou půdou. Převažující vliv dračinců na vegetaci je pozitivní, protože významně vyšší část cévnatých rostlin zaznamenaných v dračincovém porostu preferuje podrostní prostředí dračinců. Na druhé straně, menší část druhů se častěji vyskytuje v otevřeném prostředí mimo vliv dračinců. Pozitivní či negativní účinek dračince na další rostliny je tedy druhově specifický a přítomnost dračince tak na regionální úrovni značně zvyšuje heterogenitu druhového složení vytvářením dvou odlišných biotopů lišících se podmínkami prostředí a složením rostlinných společenstev.

Množství studií dokládajících pozitivní interakce mezi rostlinami postupně narůstá (Callaway, 1995, 2007; Brooker et al., 2008), avšak důsledky těchto interakcí pro druhovou diverzitu společenstev zůstávají z velké části neprobádané (Stachowicz, 2001; Callaway, 2007; Gross, 2008). Většina studií se soustředí na pozitivní interakce mezi dvěma či pouze několika málo druhy (Callaway, 2007; Cavieres & Badano, 2009) a studie provedené na úrovni celých rostlinných společenstev zůstávají velmi ojedinělé (např.: Suzán et al., 1996; Tewksbury & Lloyd, 2001; Cavieres & Badano, 2009; Abdallah et al., 2012). Význam dračince pro udržování celkové diverzity rostlin je umocněn skutečností, že se jedná o jediný hojněji se vyskytující stromovitý druh

studované lokality a jím facilitované rostlinné druhy nenaleznou v případě jeho vymizení jiný stromovitý druh poskytující podmínky k růstu a přežití v míře poskytované dračincem. Výsledky této kapitoly disertační práce ukazují, že dračinec v oblastech svého výskytu funguje jako ekosystémový inženýr (Jones et al., 1997; Gilad et al., 2007), tedy klíčový druh, který mění abiotické podmínky prostředí, kontroluje dostupnost zdrojů a usnadňuje či umožňuje růst dalších druhů. Ztráta takového klíčového druhu může mít za následek vymizení celých rostlinných společenstev (Jones et al., 1997; Stachowicz, 2001) a tento nepříznivý jev může postihnout i ostrov Sokotra.



**Obr. 29** Nápadný rozdíl ve struktuře nespásané (či méně spásané) vegetace (před plotem) a vegetace vystavené silnému tlaku pastvy (za plotem). Ztráta mikroklimatu, který okolní vzrostlá vegetace poskytuje semenáčkům dračince, může být jednou z příčin jejich usychání.

## 5. Prostorové vztahy dračince a vzrostlých dřevin

### 5.1 Metodika

#### 5.1.1 Sběr dat

Sběr dat o prostorovém rozmístění vzrostlých dřevin v porostu dračince rumělkového vycházel z rozvržení bodů použitých pro inventarizaci dračinců na plošině Firmihin v předchozích letech (viz také podkapitola 4.1.2). Bližší informace o této inventarizaci a metodice generování inventarizačních bodů uvádí Adolt et al. (2013). Data byla sebrána v průběhu září 2010 a na přelomu ledna a února 2011, a to na celkem 42 kruhových plochách o poloměru 25 m, jejichž středy byly představovány výše zmíněnými inventarizačními body. Pozice dřevin byly zaměřeny pomocí technologie Field-Map (IFER – Ústav pro výzkum lesních ekosystémů, s. r. o., Jílové u Prahy). Jedná se o sestavu kombinující specializovaný software a hardware umožňující sběr prostorových dat v terénu. V případě softwaru se jednalo o program Field-Map verze 11, hardware sestával z laserového dálkoměru Impulse 200 (Laser Technology Inc., Colorado, USA), elektronického kompasu MapStar Compass Module II (Laser Technology Inc., Colorado, USA) a terénního počítače NotePAC Tablet E100 s vestavěnou GPS (Kontron, Německo). Na každé ploše byla zaznamenána výčetní tloušťka (průměr kmene ve výšce 1,3 m nad zemí) a zaměřena pozice všech dřevin s výčetní tloušťkou alespoň 5 cm a tyto dřeviny byly určeny do druhů. Tloušťka byla s přesností na mm změřena taxační průměrkou, pozice dřevin byla zaměřena s přesností na cm.

#### 5.1.2 Analýza dat

Prostorové uspořádání dřevin (tree spatial pattern, níže zkráceně TSP) bylo analyzováno pomocí výpočtu párové korelační funkce, která je jedním z typů bodových prostorových statistik druhého řádu (Diggle, 2003; Illian et al., 2008; Wiegand & Moloney, 2013). Vzájemné pozice dračinců byly analyzovány s použitím párové korelační funkce s jednou proměnnou  $g(r)$ . Tato funkce je založena na předpokládaném (vzhledem k nulové hypotéze) počtu bodů (tj. stromů) v prstenci s předem určenou šířkou a poloměrem  $r$ , jehož střed je v libovolném bodě sledovaného TSP, vyděleným intenzitou TSP  $\lambda$  (Wiegand & Moloney, 2004). Účelem výpočtu je zjistit, zda



analyzované uspořádání je shlukovité ( $g(r) > 1$ ), pravidelné ( $g(r) < 1$ ) nebo náhodné ( $g(r) = 1$ ). Statistická významnost byla vyhodnocena na základě porovnání vypočtené korelační funkce s tzv. simulačními obálkami párové korelační funkce získanými pomocí opakované Monte Carlo simulace nulového modelu, kterým v tomto případě byla úplná prostorová náhodnost (tzv. complete spatial randomness) (Wiegand & Moloney, 2004). Prostorové vztahy mezi dračinci a ostatními dřevinami byly analyzovány pomocí párové korelační funkce dvou proměnných  $g_{12}(r)$ . Výpočet této funkce je obdobný předchozímu výpočtu, funkce však udává předpokládaný počet bodů TSP 2 (jedinci sledované dřeviny) v prstenci o poloměru  $r$  se středem v libovolném bodě TSP 1 (jedinci dračinců). Analyzován byl vztah dračince a tří nejhojněji se vyskytujících (v rámci plošiny Firmihin) dřevinných druhů (*Buxanthus pedicellatus*, *Croton socotranus*, *Jatropha unicostata*) a dále vztah dračince a všech ostatních dřevin bez rozlišování mezi druhy (kdy k výše jmenovaným třem dřevinám byly přidány i všechny další zaměřené dřevinné druhy, které se však vyskytovaly pouze řídce a jejich oddělená analýza by měla malou vypovídací hodnotu). Párová korelační funkce tedy byla vypočtena celkem pro 5 různých prostorových vztahů (vzájemný vztah dračinců, dračinec vs. *Buxanthus*, dračinec vs. *Croton*, dračinec vs. *Jatropha*, dračinec vs. všechny ostatní dřeviny). Výsledky funkce z jednotlivých analyzovaných ploch pro každý ze vztahů byly následně zkombinovány do souhrnných statistik párové korelační funkce, a to pomocí vážených průměrů, kde váhou byl podíl počtu analyzovaných bodů (jedinců) v dané ploše a celkového počtu bodů (jedinců) (Diggle, 2003; Wiegand & Moloney, 2013). Z celkového množství 42 ploch byly pro analýzu prostorových vztahů použity pouze ty, na kterých se vyskytovalo alespoň 15 jedinců dřevin a zpracováno tak bylo 24 ploch. Párové korelační funkce byly vypočteny pomocí software Programita v. 2014 (Wiegand & Moloney, 2004). Použit byl tzv. gridový přístup, kdy každá kruhová plocha (o poloměru 25 m) byla rozdělena mřížkou o velikosti buněk 0,05 m × 0,05 m, a výpočty byly provedeny se šířkou prstence 0,1 m. K vytvoření simulačních obálek korelačních funkcí byly použity 5. nejnížší a 5. nejvyšší z celkem 199 Monte Carlo simulací nulového modelu, kterým byla úplná prostorová náhodnost. Bližší informace k použitým metodám uvádí Wiegand & Moloney (2004).

## 5.2 Výsledky

Na změřených plochách výrazně dominoval dračinec rumělkový, jedinými dalšími dřevinami, jejichž zastoupení přesahovalo 0,1 %, byly *Croton socotranus*, *Jatropha unicostata* a *Buxanthus pedicellatus* (Tab. 7). Dračinec byl rovněž jediným početnějším stromovitým druhem (ostatní tři zmíněné početnější druhy obvykle dosahují pouze keřovitého vzrůstu) a dominoval jak hustotou výskytu, tak plochou kruhové výčetní základny. Kompletní soupis nalezených dřevin obsahuje Příloha 2.

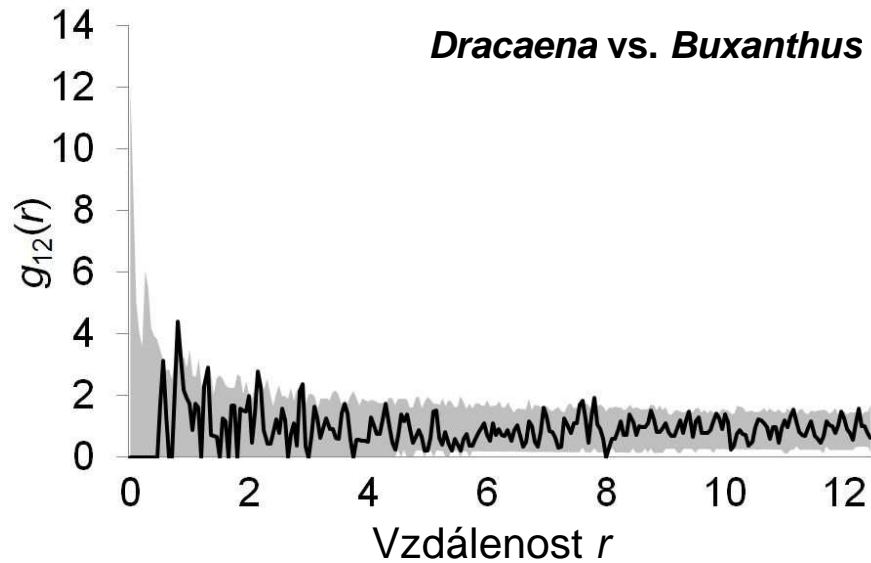
**Tab. 7**

Zastoupení dřevin na plošině Firmihin.

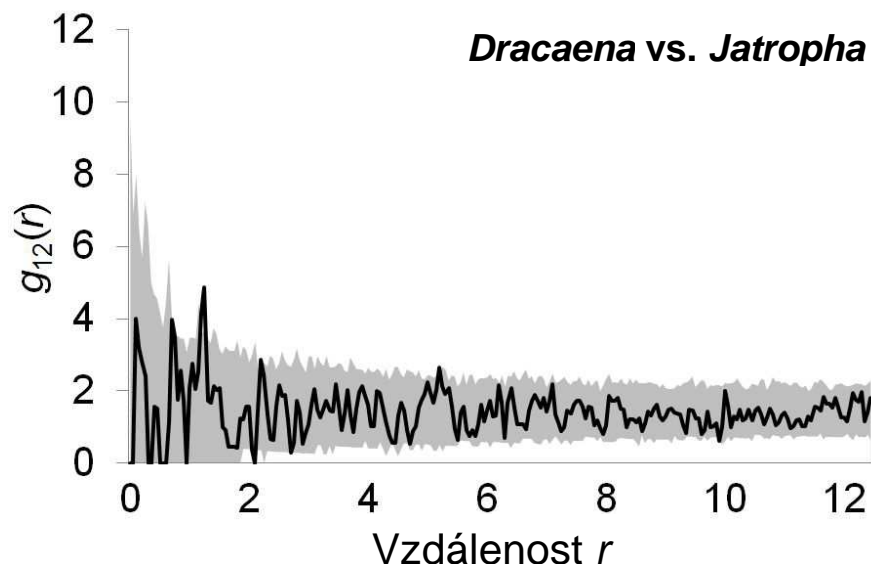
		<i>Dracaena cinnabari</i>	<i>Croton socotranus</i>	<i>Jatropha unicostata</i>	<i>Buxanthus pedicellatus</i>	Ostatní druhy	Celkem
d <sub>1,3</sub> ≥ 50 mm	Počet jedinců	125,9 (60,3 %)	48,5 (23,3 %)	16,7 (8,0 %)	12,0 (5,8 %)	5,5 (2,6 %)	208,6 (100 %)
	Kruhová výčetní základna m <sup>2</sup>	13,191 (97,3 %)	0,139 (1,0 %)	0,071 (0,5 %)	0,041 (0,3 %)	0,110 (0,8 %)	13,553 (100 %)
d <sub>1,3</sub> ≥ 100 mm	Počet jedinců	125,9 (95,8 %)	0,7 (0,6 %)	1,7 (1,3 %)	0,5 (0,4 %)	2,5 (1,9 %)	131,3 (100 %)
	Kruhová výčetní základna m <sup>2</sup>	13,191 (99,0 %)	0,007 (0,1 %)	0,019 (0,1 %)	0,005 (0,0 %)	0,100 (0,8 %)	13,321 (100 %)

Hodnoty jsou udány pro 1 ha a vychází z průzkumu 42 kruhových zkusných ploch o poloměru 25 m (celková plocha 8,25 ha). d<sub>1,3</sub> – výčetní tloušťka kmene (průměr ve výšce 1,3 m nad zemí).

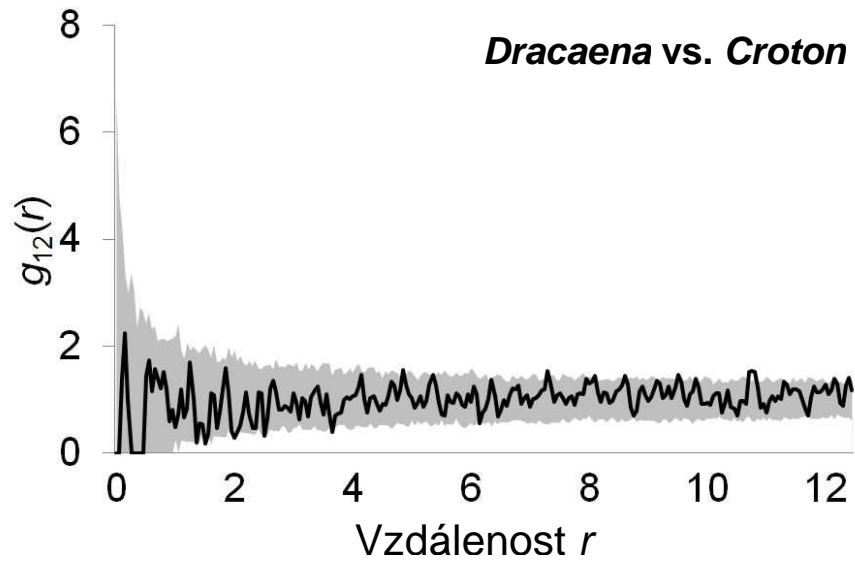
Prostorové uspořádání analyzovaných druhů dřevin (*Buxanthus*, *Croton*, *Jatropha*) bylo na většině vzdáleností (od kmene dračinců) nezávislé na rozmístění dračinců a odpovídalo náhodnému rozmístění. Výjimkou byla slabá tendence ke shlukování ve vzdálenosti přibližně 1 m od dračinců zaznamenaná u druhů *Buxanthus pedicellatus* (Obr. 30) a *Jatropha unicostata* (Obr. 31) a slabý negativní vztah v případě druhu *Croton socotranus* ve vzdálenosti 1,5 m (Obr. 32). V případě vztahu dračince a všech ostatních dřevin (včetně tří výše jmenovaných) byla zaznamenána tendence ke shlukování ve vzdálenosti přibližně 1 m od dračinců (Obr. 33). Analýza vzájemných pozic dračinců odhalila jejich agregaci ve vzdálenostech 0,5–1,1 m a 1,7–1,9 m (Obr. 34).



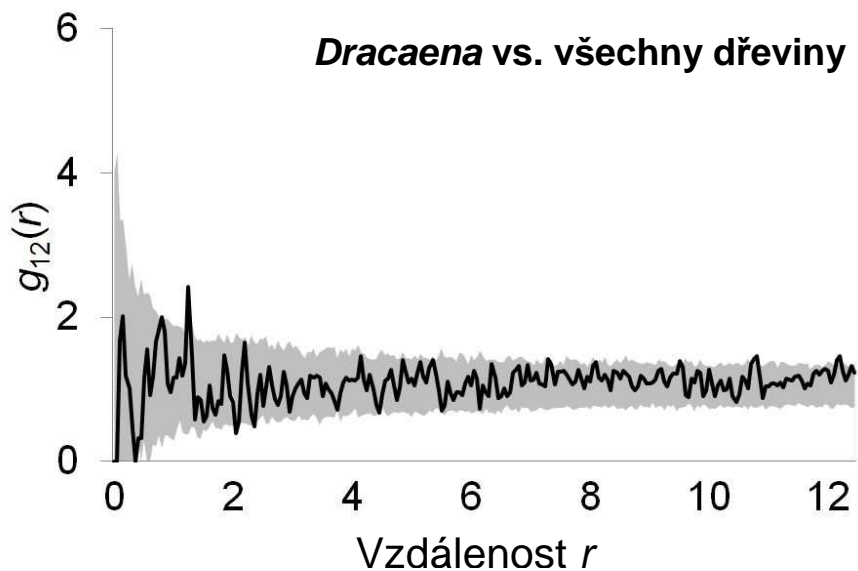
**Obr. 30** Analýza prostorové asociace mezi druhy *Dracaena cinnabari* a *Buxanthus pedicellatus*. Na ose x je vyznačena vzdálenost od kmene dračince. Černá linie označuje průběh souhrnné statistiky párové korelační funkce (hodnotu udává osa y). Šedá plocha představuje oblast mezi simulačními obálkami, které jsou dány 5. nejnižší a 5. nejvyšší z celkem 199 Monte Carlo simulací nulového modelu, kterým byla úplná prostorová náhodnost. Hodnoty funkce nad oblastí vymezenou obálkami ukazují statisticky významnou tendenci ke shlukování (tj. více jedinců *Buxanthus* v dané vzdálenosti od kmene dračince, než by odpovídalo náhodnému rozmístění), hodnoty pod touto oblastí značí negativní vztah mezi oběma dřevinami.



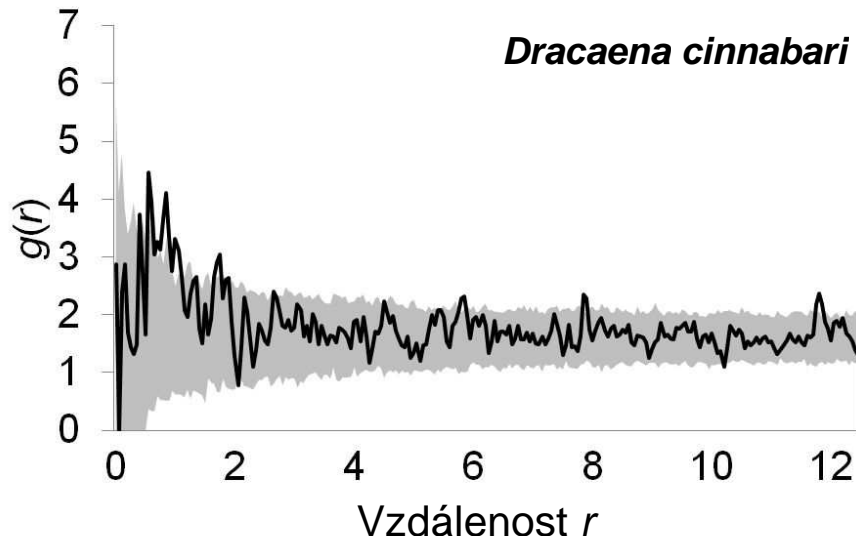
**Obr. 31** Analýza prostorové asociace mezi druhy *Dracaena cinnabari* a *Jatropha unicostata*. Podrobnosti a legenda viz popis u Obr. 30.



**Obr. 32** Analýza prostorové asociace mezi druhy *Dracaena cinnabari* a *Croton socotranus*. Podrobnosti a legenda viz popis u Obr. 30.



**Obr. 33** Analýza prostorové asociace mezi druhem *Dracaena cinnabari* a ostatními zaznamenanými druhy dřevin. Podrobnosti a legenda viz popis u Obr. 30.



**Obr. 34** Analýza prostorového rozmístění *Dracaena cinnabari*. Podrobnosti a legenda viz popis u Obr. 30. Hodnoty funkce nad oblastí vymezenou obálkami (šedá plocha) ukazují statisticky významnou tendenci ke shlukování (tj. více jedinců dračince v dané vzdálenosti od kmene dračince, než by odpovídalo náhodnému rozmístění), hodnoty pod touto oblastí značí tzv. odpuzování mezi jedinci dračince (méně jedinců dračince než při náhodném rozmístění).

### 5.3 Diskuse

Zjištěné údaje o zastoupení dřevin v porostu na Firmihinu dále posilují v podkapitole 4.3 uvedenou úvahu o homogenizaci přírodních podmínek v důsledku možného vymizení dračince, neboť další tři nejhojněji zastoupené druhy jsou keře (Tab. 7) s nevyvinutou širokou korunou, jako má dračinec, které pravděpodobně nejsou schopné přírodní podmínky modifikovat v takové míře, jako dračinec či jiný stromovitý druh. Výsledky dále potvrzují jinými autory (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013) zmiňovanou absenci odrůstání zmlazení dračinců v posledních letech, protože ačkoliv výměra v této disertační práci zpracovaných inventarizačních ploch přesáhla 8 ha, nevyskytoval se na nich žádný mladý dračinec s výčetní tloušťkou nižší než 100 mm.

Souhrnná analýza prostorového rozmístění vzrostlých dřevin ukázala tendenci k jejich shlukování pod korunami dračinců, která však nebyla příliš výrazná. Prostorové uspořádání analyzovaných dřevin tedy není ve větší míře pozitivně ovlivněno či navázáno na přítomnost dračince, což je patrné i z jejich celkového rozšíření v rámci Sokotry, kde se všechny tři samostatně analyzované druhy, a z nich zejména *Croton* (u kterého byl zaznamenán dokonce slabý negativní vztah vzhledem k dračinci) a *Jatropha*, vyskytují i v řadě dalších vegetačních typů, ve kterých není dračinec přítomen (Miller & Morris, 2004; Kürschner et al., 2006; De Sanctis et al., 2013). Na druhé straně, v plochách pro detailní průzkum bylinné a nízké dřevinné vegetace (kapitola 4.1.2) byla zaznamenána i řada semenáčků (nalezeny byly v těchto plochách i odrostlé dřeviny, ale vzhledem k malé velikosti ploch v nich početně výrazně dominovaly semenáčky) analyzovaných vzrostlých dřevin a jejich výskyt, přestože druhy nebyly metodou CLAM klasifikovány jako podrostní specialisté, byl v případě všech tří druhů vyšší v podrostu dračince než na otevřené ploše (Tab. 1 a 6). Obdobně i analýza zastoupení znaků rostlin ukázala větší výskyt dřevin v podrostu dračince než v otevřené ploše (Obr. 22A, Tab. 5). Možným vysvětlením tohoto nesouladu je existence lepších podmínek pro klíčení semen dřevin v podrostu dračince, díky nimž se zde vyskytuje více semenáčků než na otevřené ploše, avšak v průběhu dalšího vývoje dojde k redukci jejich počtu, ať již vlivem abiotických podmínek, pastvy či v důsledku vzájemného kompetičního působení, jehož tlak může zesilovat s postupujícím růstem jedinců dřevin (Phillips & MacMahon, 1981). Pozorovaná slabá tendence k agregaci pod dračinci zaznamenaná u vzrostlých jedinců *Buxanthus* a *Jatropha* tedy může být pouze zbytkem jejich původně výrazněji hojnějšího výskytu pod korunami dračinců oproti volné ploše. Za účelem ověření této hypotézy by byla nutná detailní analýza zaměřená přímo na zmíněné druhy dřevin, zahrnující kromě plně vzrostlých i mladší jedince. Slabý negativní vliv dračince na vzrostlé jedince zaznamenaný u *Croton socotranus* byl na hranici významnosti a je možné ho vysvětlit konkurencí o zdroje mezi dračincem a krotonem nebo světlomilností tohoto druhu – stinné a vlhčí podmínky v podrostu dračince vyhovují semenáčkům krotonu, avšak redukce slunečního svitu pod korunami dračinců může negativně působit na odrostlé jedince. Posun od pozitivního působení „nurse plant“ k negativnímu vlivu v průběhu ontogeneze asociovaných druhů byl demonstrován již v řadě studií (např. Miriti, 2006; Armas & Pugnaire, 2009).

Tendence ke shlukování vzrostlých jedinců zaznamenaná v případě samotného dračince odráží prostorové rozmístění dračinců na Firmihinu, kde v rozvolněných

porostech kromě množství samostatných stromů není neobvyklé najít i jejich menší skupiny tvořené jedinci rostoucími bezprostředně vedle sebe. Shlukovitost je zřejmě výsledkem koncentrace semen pod korunami mateřských stromů, ze kterých opadávají zralé plody, a dále k ní pravděpodobně přispívá i společné klíčení semen a odrůstání semenáčků na vhodných mikrostanovištích vytvářených neživými objekty (kameny, pukliny v hornině) či přítomností mateřské „nurse plant“. Na vhodná stanoviště mimo podrost mateřského stromu se semena mohou dostat zejména prostřednictvím ptactva konzumujícího plody dračince (v souvislosti s požíváním plodů dračince jsou zmiňovány např. dva druhy špačků rodu *Onychognathus* (Porter & Martins, 1996)). Ve vegetačních snímcích pro průzkum bylinné a nízké dřevinné vegetace bylo pod dračinci nalezeno výrazně vyšší množství semenáčků dračince než v otevřených plochách (30 oproti 2; Tab. 1). Jakým dílem je toto vyšší množství semenáčků pod dračincem výsledkem příhodnějších podmínek, kdy dospělý dračinec plní funkci „nurse plant“, a jakým se v něm promítá vyšší přísun semen pod koruny mateřských stromů, je otázkou, kterou nelze za současné úrovně znalostí jednoznačně zodpovědět. Z absence mladých dračinců ve starším stádiu, než jsou semenáčky, lze vyvodit, že ačkoliv přítomnost vzrostlých dračinců může zlepšovat podmínky pro klíčení semen, nedokáže podmínky modifikovat takovým způsobem, aby byl zajištěn další vývoj mladých rostlin, které následně usychají nebo jsou spaseny dobyt看em. Odrůstání zmlazení dračinců je tak omezeno pouze na stanoviště, kde jsou vhodné mikroklimatické podmínky a navíc jsou nepřístupná pro dobytek. Tato stanoviště jsou vytvářena jednak abiotickými faktory (konfigurací terénu, přítomností skal a kamenů), ale roli v jejich vytváření by mohly hrát i vhodné „nurse plants“, které dokáží kombinovat vhodnou modifikaci mikroklimatických podmínek se zabráněním či omezením přístupu dobytka. Současný tlak pastvy však zřejmě redukoval i množství těchto potenciálních „nurse plants“, protože i rostliny, které dobytek obvykle nevyhledává, či se jich dokonce vyvaruje, mohou být při vysokém pastevním tlaku a nedostatku jiné potravy dobyt看em spásány. Příklady rostlin Sokotry, které dobytek požívá pouze, není-li jiná volba, uvádí Miller & Morrisová (2004). Vyvození definitivních závěrů o procesech utvářejících prostorové rozmístění dračinců brání aktuální nedostatek jejich zmlazení, který neumožňuje analyzovat jejich regenerační niku. V současnosti pozorované shlukovité uspořádání dospělých jedinců může být výsledkem více procesů a jejich kombinací v minulosti a kvantifikace důležitosti těchto procesů pro úspěšnou regeneraci dračinců je za současných podmínek problematická.

## **6. Role kamenů v prostorovém uspořádání rostlin v porostech dračince**

### **6.1 Metodika**

#### **6.1.1 Sběr dat**

Pro analýzu role kamenů v prostorovém uspořádání cévnatých rostlin na jemné prostorové škále byly použity digitální fotografie vegetace na ploškách (každá o rozměrech 1,0 m × 0,5 m) určených pro průzkum rostlinného složení v podrostu dračince a mimo něj (kapitola 4; design umístění ploch viz podkapitola 4.1.2 a Obr. 8). Fotografie byly pořízeny digitálním fotoaparátem Nikon D40 s objektivem AF-S DX Zoom-Nikkor 18–55 mm f/3,5–5,6G ED II kolmo z výšky přibližně 130 cm (tj. z prsní výšky) nad středem vegetačního snímku. Hranice zájmové plošky byly označeny skládacími metry, které zároveň představovaly měřítko pro klasifikaci kamenů (viz níže). Z důvodu snadnější identifikace jednotlivých rostlin a okrajů kamenů při následné analýze byl ze snímků podrostití vegetace před samotným fotografováním částečně odstraněn opad zakrývající plochu. Fotografování proběhlo v druhé polovině září 2010 a na přelomu ledna a února 2011.

#### **6.1.2 Analýza dat**

Cílem analýzy bylo porovnat prostorovou vazbu jednotlivých skupin rostlinných druhů (klasifikovaných v podkapitole 4.2 jako podrostití specialisté, specialisté otevřené plochy či generalisté) na kameny a zjistit dále, zda se tato vazba liší v podrostu a v otevřené ploše. Druhy neklasifikované metodou CLAM (viz podkapitola 4.2) nebyly analyzovány z důvodu jejich řídkého výskytu. Analyzováno bylo celkem 20 digitálních fotografií, z toho 10 vegetačních snímků z podrostu dračince (z 10 různých stromů) a 10 z otevřeného prostoru (z okolí 10 různých stromů). Snímky byly vybrány s ohledem na přítomnost kamenů a hojný výskyt rostlin, přičemž za nevhodné pro analýzu byly považovány snímky, kde se kromě kamenů vyskytovaly další objekty, které by mohly výrazně ovlivnit prostorové rozmístění rostlin, tedy vzrostlé dřeviny, mohutné sukulenty (*Aloe perryi*, *Euphorbia spiralis*) a na povrch vystupující silné kořeny dračince. Pořízené fotografie byly oříznuty, aby zobrazovaly pouze zájmovou plochu, tedy



vegetační snímek o velikosti 1,0 m × 0,5 m. Následné zpracování proběhlo v programu ArcMap 9.3 (Esri, California, USA), kde byly ve fotografiích pomocí bodů vyznačeny pozice jednotlivých rostlin a rostliny byly zařazeny do skupin dle jejich vztahu k dračinci (podrovní specialisté, specialisté otevřené plochy, generalisté). Dále na fotografiích byly v prostředí ArcMap pomocí polygonů vyznačeny obrysy jednotlivých kamenů, jejichž největší rozměr dosahoval alespoň 6 cm (Obr. 35). Tato hranice byla zvolena s ohledem na metodiku FAO (2006) pro popis povrchových charakteristik půdy, která tuto velikost uvádí jako minimální hranici pro zařazení fragmentů horniny do kategorie kamenů. Vektorové bodové a polygonové vrstvy byly následně sloučeny a převedeny na klasifikovaný rastr o rozměrech 1000 × 500 pixelů (1 pixel tedy odpovídal ploše 1 mm × 1 mm), přičemž každý pixel obsahoval jednu z následujících hodnot: podrovní specialista, specialista otevřené plochy, generalista, okraj kamene, vnitřní část kamene, volná plocha. Prostorové uspořádání pixelů v takto klasifikovaném rastru bylo analyzováno v programu Programita v. 2014 (Wiegand & Moloney, 2004). Vypočtena byla párová korelační funkce dvou proměnných  $g_{12}(r)$  (obecný princip této funkce viz podkapitola 5.1.2). Tato funkce byla vypočtena pro každý ze sledovaných vztahů (okraj kamenů vs. specialisté otevřené plochy, okraj kamenů vs. podrovní specialisté, okraj kamenů vs. generalisté), a to jak pro podrost, tak pro otevřenou plochu. Celkem tedy bylo zpracováno 6 různých prostorových vztahů. Výsledky funkce z jednotlivých analyzovaných snímků pro každý ze vztahů byly následně zkombinovány do 6 souhrnných statistik párové korelační funkce (viz podkapitola 5.1.2). Výpočty párové korelační funkce byly provedeny se šířkou prstence 1 mm. K vytvoření simulačních obálek párových korelačních funkcí byly použity 5. nejnížší a 5. nejvyšší z celkem 199 Monte Carlo simulací nulového modelu, kterým byl tzv. „antecedent condition“ model, v němž je prostorová pozice pixelů první proměnné (v tomto případě okraj kamene) fixována, zatímco jsou randomizovány pozice pixelů druhé proměnné (jíž byli buď podrovní specialisté, specialisté otevřené plochy nebo generalisté). Pixely vnitřní části kamenů představovaly tzv. masku, tedy oblast, v níž je vyloučena přítomnost randomizovaných pixelů. Bližší informace o metodě, použitém modelu a okrajové korekci uvádí Wiegand & Moloney (2004).



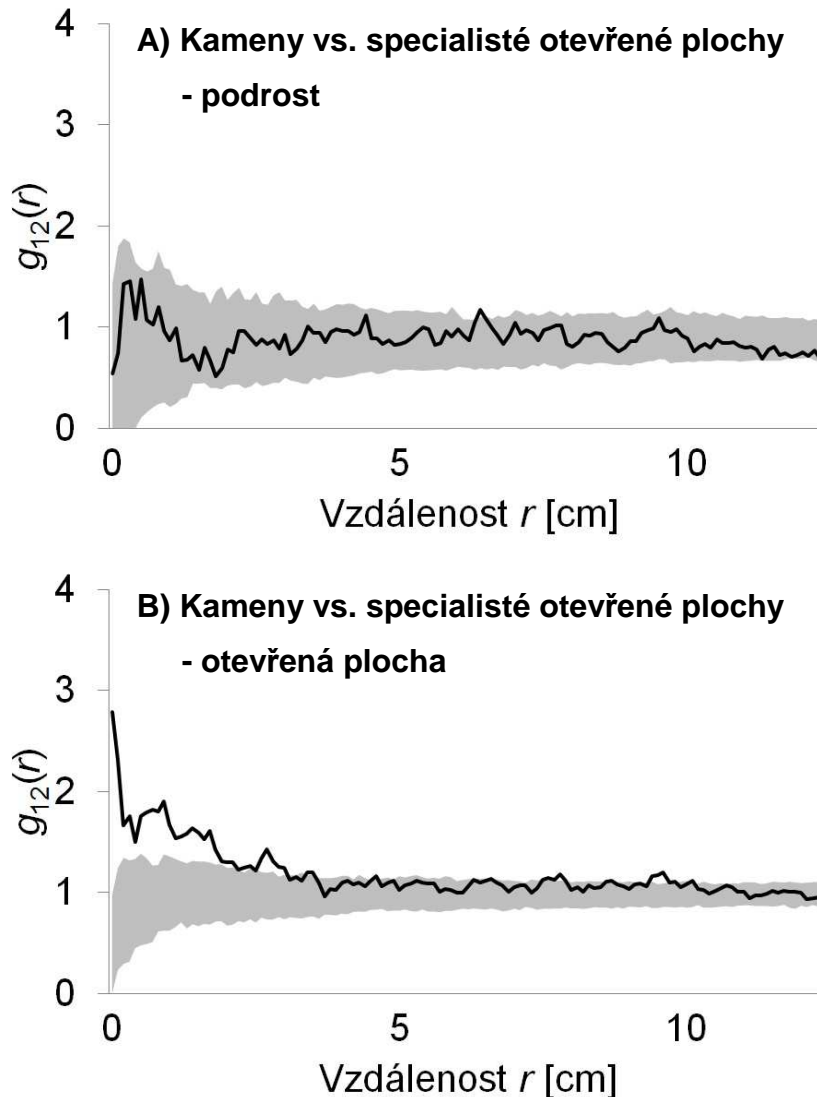
**Obr. 35** Digitální fotografie vegetačního snímku zpracovaná v programu ArcMap 9.3 s vyznačením okrajů kamenů (bílá linie), vnitřních částí kamenů (fialové polygony) a rostlin (zelené body – podrostní specialisté, červené body – specialisté otevřených ploch, modré body – generalisté).

## 6.2 Výsledky

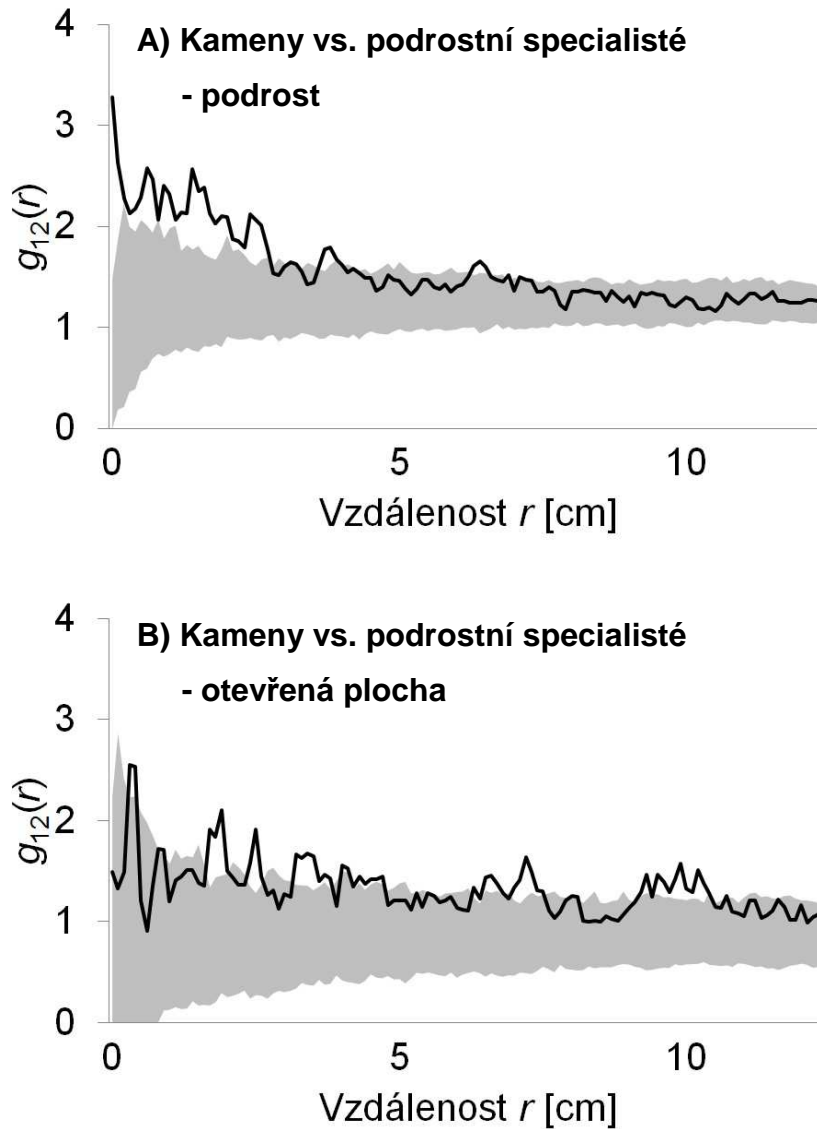
Prostorové uspořádání specialistů otevřené plochy bylo v podrostu dračince zcela nezávislé na přítomnosti kamenů (Obr. 36A). Na otevřené ploše byla tato skupina specialistů naopak silně vázána výskytem na okolí kamenů, a to od 0,1 cm až do vzdálenosti 3,7 cm od okraje kamenů (Obr. 36B).

Podrostní specialisté se v podrostu vyskytovali přednostně v okolí kamenů, a tato pozitivní asociace s kameny byla s přerušením ve vzdálenostech 3,6 a 4,1 cm patrná až do vzdálenosti 4,7 cm (Obr. 37A). Mimo podrost byl vztah podrostních specialistů a kamenů hůře interpretovatelný – v analyzovaných vzdálenostech byl střídavě pozitivní a neutrální (Obr. 37B).

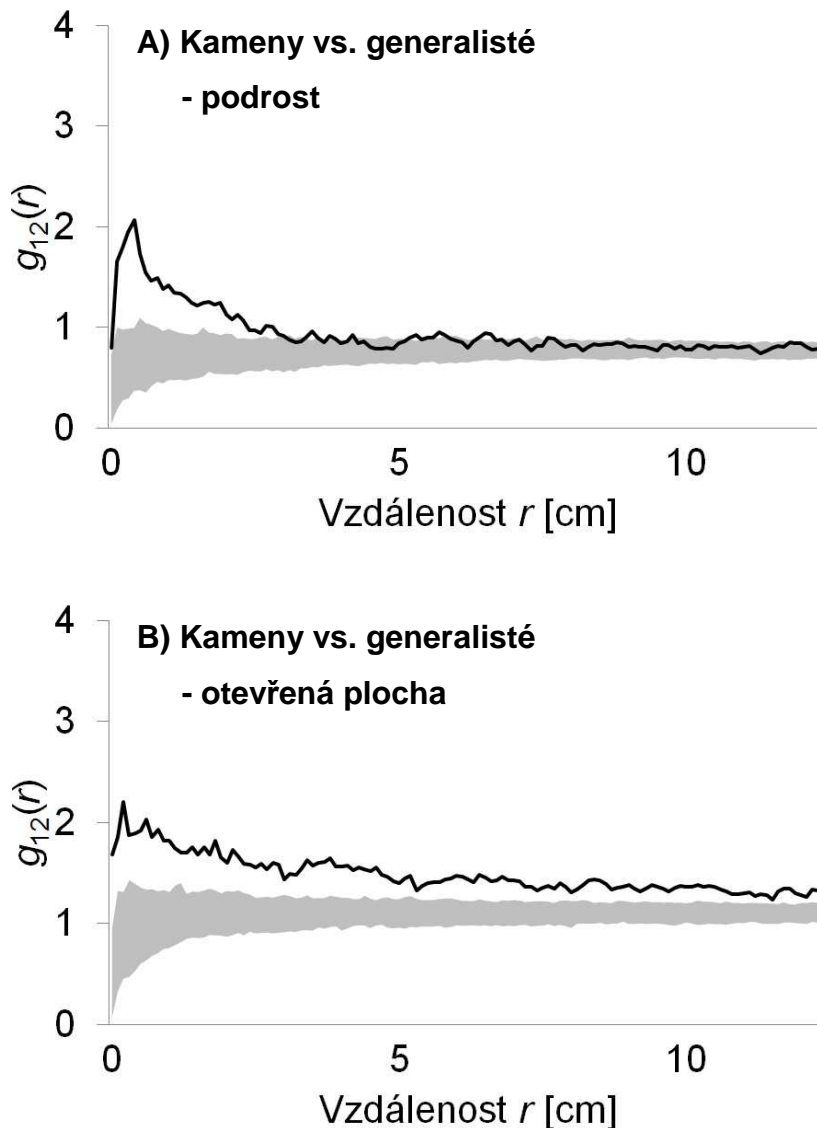
Výskyt generalistů byl jak v podrostu (Obr. 38A), tak i v otevřeném prostoru (Obr. 38B) velmi výrazně vázán na kameny, avšak v otevřeném prostoru byla tato vazba významná do větší vzdálenosti od kamenů – vyskytovala se v celém rozsahu analyzované vzdálenosti od 0,1 cm do 12,5 cm (Obr. 38B). V případě podrostu bylo významné nahloučení generalistů v okolí kamenů ve vzdálenostech 0,1–3,7 cm.



**Obr. 36** Analýza vzájemného prostorového uspořádání kamenů a rostlin patřících mezi specialisty otevřené plochy v podrostu ( $n = 95$ ) a na otevřené ploše ( $n = 236$ ). Na ose  $x$  je vyznačena vzdálenost od kamene. Černá linie označuje průběh souhrnné statistiky párové korelační funkce (hodnotu udává osa  $y$ ). Šedá plocha představuje oblast mezi simulačními obálkami, které jsou dány 5. nejnižší a 5. nejvyšší z celkem 199 Monte Carlo simulací nulového tzv. „antecedent condition“ modelu (Wiegand et al., 2006), v němž je fixována prostorová poloha okraje kamene, zatímco je randomizována pozice rostlin. Hodnoty funkce nad oblastí vymezenou obálkami ukazují statisticky významnou pozitivní vazbu rostlin na okraj kamenů (tzn. v dané vzdálenosti od kamene se vyskytuje více specialistů otevřené plochy, než by odpovídalo náhodnému uspořádání), hodnoty pod obálkami by případně značily negativní vztah (v dané vzdálenosti méně specialistů otevřené plochy, než by odpovídalo náhodnému uspořádání), hodnoty v mezích obálek značí náhodné uspořádání specialistů otevřené plochy vůči kamenům.



**Obr. 37** Analýza vzájemného prostorového uspořádání kamenů a rostlin patřících mezi podrovní specialisty v podrostu ( $n = 144$ ) a na otevřené ploše ( $n = 30$ ). Podrobnosti a legenda viz popis u Obr. 36. Hodnoty funkce nad obálkami ukazují statisticky významnou pozitivní vazbu rostlin na okraj kamenů (tzn. v dané vzdálenosti od kamene se vyskytuje více podrovních specialistů, než by odpovídalo náhodnému uspořádání), hodnoty pod obálkami by případně značily negativní vztah (méně podrovních specialistů v dané vzdálenosti, než by odpovídalo náhodnému uspořádání), hodnoty uvnitř obálek značí náhodné uspořádání podrovních specialistů vůči kamenům.



**Obr. 38** Analýza vzájemného prostorového uspořádání kamenů a rostlin patřících mezi generalisty v podrostu ( $n = 457$ ) a na otevřené ploše ( $n = 356$ ). Podrobnosti a legenda viz popis u Obr. 36. Hodnoty funkce nad obálkami ukazují statisticky významnou pozitivní vazbu rostlin na okraj kamenů (tzn. v dané vzdálenosti od kamene se vyskytuje více generalistů, než by odpovídalo náhodnému uspořádání), hodnoty pod obálkami by případně značily negativní vztah (méně generalistů v dané vzdálenosti, než by odpovídalo náhodnému uspořádání), hodnoty uvnitř obálek značí náhodné uspořádání generalistů vůči kamenům.

## 6.3 Diskuse

Pravděpodobnou příčinou nalezené vazby rostlin na kameny v aridních podmínkách sledované lokality je existence příhodnějších půdních vlhkostních podmínek v okolí kamenů (viz kapitola 3.4) a v případě rostlin rostoucích v bezprostřední blízkosti kamenů hraje patrně roli i možná ochrana před spásáním dobyt看em. Pozitivní vazba na okraje kamenů byla do určité míry zaznamenána u všech tří typů rostlinných druhů (podrovní specialisté, specialisté otevřené plochy, generalisté), ovšem její podoba se lišila v posuzovaných biotopech, tedy v podrostu dračince a v otevřeném prostoru. Nejvýraznější změna v prostorovém uspořádání vzhledem ke kamenům v otevřené ploše a v podrostu byla zaznamenána v případě specialistů otevřené plochy, u kterých byl jejich výskyt na otevřené ploše (tedy v biotopu, na něž jsou specializovaní) těsně vázán na blízké okolí kamenů, zatímco v podrostu bylo jejich rozmístění vzhledem ke kamenům náhodné. Tato skutečnost ukazuje, že přítomnost dračince zlepšuje mikroklimatické podmínky natolik, že asociace s kameny již specialistům na otevřenou plochu v podmínkách panujících v podrostu nepřináší výhodu. Vzhledem k jejich hojnějšímu výskytu mimo podrost dračince (viz Tab. 1 v podkapitole 4.2) však tito specialisté pod korunami dračinců nacházejí jiný stresový faktor omezující jejich výskyt. Tímto faktorem by mohly být stinnější podmínky panující v podrostu, protože je pravděpodobné, že v případě specialistů otevřené plochy se jedná o světlomilné druhy. Dalším faktorem by mohly být odumřelé listy dračince nahromaděné pod korunami, jelikož listový opad může mít negativní vliv na rostliny (Facelli & Pickett, 1991). V případě generalistů byla významně vyšší početnost rostlin v blízkosti kamenů zaznamenána jak v otevřeném prostoru, tak i v podrostu, ale v otevřeném prostoru se jejich pozitivní vliv projevoval do větší vzdálenosti. Tento jev lze rovněž vysvětlit příhodnějšími podmínkami pod korunami dračinců, kde i ve větší vzdálenosti od kamenů je schopno přežít množství jedinců generalistů a stírá se tak rozdíl v jejich počtu v bližším okolí kamenů a mimo ně. Podmínky v bezprostředním okolí kamenů jsou však natolik příhodnější, že umožňují existenci většímu počtu jedinců.

Nejednoznačnost výsledku v případě prostorové analýzy podrovních specialistů mimo podrost dračince je pravděpodobně způsobena malým počtem analyzovaných jedinců, kterých se ve zpracovaných snímcích z otevřené plochy vyskytovalo pouze 30, zatímco v případě všech ostatních analyzovaných vztahů (všech typů rostlinných druhů

v podrostu i v otevřené ploše) se počet jedinců pohyboval v rozmezí od 95 do 457 jedinců. Z tohoto důvodu nemusí být porovnání vztahu podrostních specialistů a kamenů mezi podrostem a otevřenou plochou zcela vypovídající. Nalezená asociace podrostních specialistů s kameny v podrostu je spíše překvapivým zjištěním a ukazuje, že ačkoliv je dračincem kryté stanoviště pro tyto rostliny příhodnějším biotopem než otevřená plocha, stále jim blízkost kamenů přináší benefit. Vysvětlením může být teorie, podle které rostliny nemohou být současně přizpůsobené zástínu a nízkému obsahu vlhkosti v půdě (Smith & Huston, 1989). Pozitivní působení stín poskytující „nurse plant“ se projeví pouze, pokud se vzhledem ke stínu adekvátním způsobem zvýší i vlhkost (Holmgren et al., 1997). U podrostních specialistů lze předpokládat stínomilnost a tudíž i vyšší požadavky na půdní vlhkost, kterou tyto druhy i přes celkově příznivější vlhkostní podmínky panující v podrostu naleznou pouze v blízkosti kamenů.

Porovnání průběhů křivek souhrnných statistik párové korelační funkce v případě vazby na kameny u podrostních specialistů v podrostu (Obr. 37A) a specialistů otevřené plochy na otevřené ploše (Obr. 36B) odhaluje nápadnou podobnost a ukazuje, že se oba typy specialistů z hlediska výskytu v blízkosti kamenů chovají ve svém biotopu podobně, tj. vyhledávají blízké okolí okraje kamenů. Přestože jim jejich biotopy poskytují vhodnější podmínky pro existenci, než biotop opačný, stále pro ně blízkost kamenů představuje výhodu.

Změny v míře vazby na kameny zaznamenané v případě specialistů otevřené plochy a generalistů při porovnání jejich prostorového rozmístění vzhledem ke kamenům v otevřeném prostoru a v podrostu ukazují, že přítomnost dračince zmírňuje extremitu prostředí.

## 7. Závěr

Cílem disertační práce bylo prozkoumání vlivu dračince rumělkového (*Dracaena cinnabari*) na diverzitu cévnatých rostlin na Sokotře a zhodnocení jeho role coby „nurse plant“. Přestože řada předchozích studií v posledních desetiletích popsala výrazné odumírání porostů dračinců na Sokotře a absenci jejich zmlazení (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre et al., 2007; Habrová et al., 2009; Hubálková, 2011; Adolt et al., 2012, 2013), všichni autoři se zaměřili pouze na samotný dračinec, zatímco dopad jeho případného vymizení na ostatní rostlinné druhy nebyl dosud nikdy studován. Chybějící informace o vlivu dračince, coby dominantního stromu v aridním prostředí Sokotry, na diverzitu a druhové složení rostlinstva byla podnětem ke vzniku této disertační práce, rozdělené na tři tematické části.

Stěžejní částí práce je kapitola 4, ve které bylo s použitím vegetačních snímků porovnáno druhové složení a diverzita rostlinných společenstev v podrostu dračince a v otevřeném prostoru mimo dosah korun dračinců. Analýzy zaměřené především na bylinnou a nižší dřevinnou vegetaci (polokeře, keře menšího vzrůstu, semenáčky keřů) na plochách o velikosti 1,0 m × 0,5 m ukázaly významné rozdíly v druhovém složení zkoumaných biotopů a rovněž odhalily větší heterogenitu (beta diverzitu) druhového složení v podrostu. V podrostu dračinců bylo nalezeno větší množství druhů než mimo něj a rovněž se zde vyskytovalo více druhů endemických. Na základě porovnání abundancí druhů v podrostu a nekrytém biotopu bylo možné řadu zaznamenaných rostlinných druhů klasifikovat jako podrostrní specialisty, specialisty otevřené plochy či generalisty. Počet druhů specializovaných na podrost byl vyšší než počet specialistů otevřené plochy. Nalezeno bylo i množství ojediněle se vyskytujících druhů (větší část z nich se vyskytovala výhradně v podrostu), u nichž jejich příslušnost k biotopu nebylo možné z důvodu nízké početnosti spolehlivě klasifikovat. Celkově se v podrostu vyskytovalo nejen větší množství druhů, ale bylo zde zaznamenáno i více jedinců rostlin, než v otevřené ploše. Zjištěna byla významná závislost počtu přítomných druhů a jedinců na korunovém zápoji a pokryvnosti listového opadu. Přestože byl mezi oběma faktory prostředí těsný pozitivní korelační vztah, byla abundance některých rostlinných druhů lépe vysvětlitelná pomocí zápoje, jiných listovým opadem. Modely vlivu zápoje a opadu na celkový počet přítomných druhů a jedinců ukázaly, že počtem druhů a jedinců nejbohatší plochy se vyskytovaly v podrostu, avšak při relativně nízkých hodnotách uvedených faktorů, kdy se v podrostu mohli vyskytovat společně jak podrostrní



specialisté, tak specialisté otevřených ploch. Rozpětí hodnot korunového zápoje a pokryvnosti opadu bylo vyšší v podrostu než v otevřené ploše a s touto skutečností spojená větší heterogenita přírodních podmínek je pravděpodobnou příčinou pozorované vyšší beta diverzity podrostních ploch. Součástí první části práce byla rovněž analýza zastoupení základních znaků rostlinných druhů v podrostu a otevřeném prostoru. Hlavním výsledkem analýzy znaků je nalezení koncentrace semenáčků dřevin v podrostu dračince, která byla spojená i s větší rozmanitostí druhového složení dřevin v podrostu.

Výsledky první části disertační práce se dotýkají i problematiky absence odrůstajícího zmlazení dračinců. V celkovém počtu 272 snímků vegetace bylo nalezeno pouze 32 semenáčků dračince (s výjimkou dvou semenáčků rostly všechny v podrostu), přičemž žádný z nich nebyl starší než několik měsíců. Tato skutečnost demonstruje, že semena dračince jsou schopná přirozeně vyklíčit a vytvořit semenáčky, avšak k regeneraci porostů přesto nedochází, protože všechny nové semenáčky brzy po vzejití odumírají, s největší pravděpodobností v důsledku spasení či sucha (Miller & Morris, 2004). Podmínky, které dračince vytváří pod svými korunami a které pozitivně působí na řadu dalších druhů, nejsou dostatečně příhodné pro zajištění prospívání semenáčků vlastního druhu.

Ve druhé části práce bylo za použití kruhových inventarizačních ploch (průměr 25 m) analyzováno prostorové rozmístění dračinců a ostatních vzrostlých dřevin. Údaje o zastoupení dřevin na inventarizačních plochách podporují úvahu o negativním dopadu možného vymizení dračince na podrostní vegetaci, jelikož dračinec ve zkoumaném porostu výrazně dominoval a byl jediným hojným stromovitým druhem, zatímco tři další nejhojněji zastoupené dřevinné druhy (*Croton socotranus*, *Jatropha unicostata*, *Buxanthus pedicellatus*) pravděpodobně nejsou schopné zastat jeho roli z důvodu absence husté a široké koruny, jako má dračinec. Výsledky rovněž potvrzují zmiňovanou absenci odrůstání zmlazení dračinců v posledních letech, protože ačkoliv výměra zpracovaných inventarizačních ploch přesáhla 8 ha, nevyskytoval se na nich žádný mladý dračinec s výčetní tloušťkou nižší než 100 mm. Analýzou prostorového uspořádání byla nalezena nepřilíš výrazná tendence ke shlukování vzrostlých dřevin pod korunami dračinců, která však nebyla v souladu s pozorovanou koncentrací semenáčků dřevin v podrostu. Dračinec tak patrně poskytuje dřevinám lepší podmínky pro klíčení, avšak v průběhu dalšího vývoje dojde k redukci jejich počtu. V případě samotného dračince byla zaznamenána tendence ke shlukování, která je pravděpodobně výsledkem

koncentrace semen pod mateřskými stromy a hromadného klíčení semen na vhodných mikrostanoivištích, která mohou být poskytována jak neživými objekty, tak prostřednictvím „nurse plants“, včetně samotných mateřských stromů. Vyvození definitivních závěrů o procesech utvářejících v současnosti pozorované shlukovité uspořádání dospělých dračinců brání aktuální nedostatek jejich zmlazení, který neumožňuje podrobněji analyzovat regenerační niku.

Ve třetí, závěrečné části disertační práce bylo na jemné prostorové škále analyzováno prostorové rozmístění rostlin vůči kamenům, které mohou ve své blízkosti také poskytovat lepší podmínky pro život rostlin a plnit funkci tzv. „nurse objects“ (Flores & Jurado, 2003), a byla porovnána úroveň vazby rostlin na kameny v otevřené ploše a v podrostu. Pozitivní vazba na okraje kamenů byla do určité míry zaznamenána u všech tří typů rostlinných druhů (podrovní specialisté, specialisté otevřené plochy, generalisté), ovšem její podoba v posuzovaných biotopech se lišila. Výsledky naznačují méně silnou vazbu rostlin na kameny v podrostu oproti otevřené ploše a ukazují tak na příhodnější vlhkostní podmínky v podrostu.

Na základě získaných výsledků lze konstatovat, že převažující vliv dračinců na vegetaci je pozitivní, protože významně vyšší část cévnatých rostlin zaznamenaných v dračincovém porostu preferuje podrovní prostředí dračinců. Menší část druhů se častěji vyskytuje v otevřeném prostředí mimo vliv dračinců. Účinek dračince na další rostliny je tedy druhově specifický a přítomnost dračince tak na regionální úrovni značně zvyšuje heterogenitu druhového složení vytvářením dvou odlišných biotopů lišících se podmínkami prostředí a složením rostlinných společenstev. Pokračující úbytek dračinců nezasáhne pouze jeho vlastní populace, ale bude mít rovněž značný negativní účinek na diverzitu dalších rostlin Sokotry, který se projeví především výraznou homogenizací vegetace a úbytkem druhů klasifikovaných jako podrovní specialisté, včetně několika endemických druhů. Počty jedinců těchto druhů budou podstatně sníženy na úroveň, ve které se nyní vyskytují na otevřených plochách mimo podrost. Dračinec jako jediný hojný stromovitý druh na Sokotře vytváří značnou heterogenitu prostředí a umožňuje výskyt většímu množství druhů než homogennější podmínky panující mimo prostor krytý korunami dračinců. Výsledky disertační práce ukazují, že dračinec v oblastech svého výskytu funguje jako ekosystémový inženýr (Jones et al., 1997; Gilad et al., 2007), tedy klíčový druh, který mění abiotické podmínky prostředí, kontroluje dostupnost zdrojů a usnadňuje či umožňuje růst dalších druhů. Ztráta takového klíčového druhu může mít za následek vymizení celých rostlinných společenstev (Jones

et al., 1997; Stachowicz, 2001) a tento nepříznivý jev může postihnout i ostrov Sokotra, jelikož nahrazení dračinců jiným stromovitým druhem podobného charakteru je značně nepravděpodobné.

Identifikování a pochopení procesů zodpovědných za udržování vysoké biodiverzity je důležitou součástí ochrany přírody, jelikož pomáhá nasměrovat ochranářské úsilí a tím zvýšit jeho efektivitu. Výsledky disertační práce zdůrazňují mimo jiné i význam dračince rumělkového jako tzv. deštníkového druhu („umbrella species“; Frankel & Soulé, 1981; Roberge & Angelstam, 2004), tedy druhu, jehož ochrana, či v tomto případě spíše záchrana, zajistí ochranu i asociované, endemity bohaté vegetace.

## 8. Summary

The most striking endemic species of Socotra, *Dracaena cinnabari*, currently has only a fragmented distribution with subpopulations in central and eastern parts of Socotra (Miller & Morris, 2004), but the study by Attorre *et al.* (2007) suggests that the original distribution of *Dracaena* has been substantially reduced in the past and that it occupies only 5% of its current potential habitat. Furthermore, the remaining *Dracaena* stands are currently experiencing severe decline (Mies, 2001; Adolt & Pavliš, 2004; Miller & Morris, 2004; Attorre *et al.*, 2007; Habrová *et al.*, 2009; Hubálková, 2011; Adolt *et al.*, 2012, 2013) and almost completely lack any regeneration probably due to the synergistic effects of long-term aridification and overgrazing (Brown & Mies, 2012). In its current distribution areas, *Dracaena* is dominant and often the only tree-size species present, which suggests its possible key facilitative effect on its understorey. This assumption is supported by the ability of the dense crowns of *Dracaena* to collect water from air humidity (Beyhl, 1996) through the moisture condensation on the large leaf area (dew) and through interception of horizontal precipitation droplets (mist, fog). This water then drips and flows down the tree, enriching the soil with moisture, and benefitting the understorey vegetation. It may additionally facilitate understorey vegetation by reducing soil evaporation by shading as well as by enriching the soil through leaf litter. The effects of possible *Dracaena* decline on the vascular plant diversity of the island remain unknown.

This dissertation aimed to assess the possible role of *Dracaena* as a nurse plant by identifying plants associated with *Dracaena* understorey and assessing the importance of *Dracaena* for maintaining plant diversity. A total of 272 relevés (1.0 x 0.5 m) were sampled in the Socotra's most extensive *Dracaena* stand on the Firmihin plateau, both in *Dracaena* understorey and in open sites, to record the number of individuals of vascular plants. Species richness and composition were compared between understorey and open sites, and species associated with each of these habitats were identified. Additionally, the effects of shading and leaf litter on species richness and abundance were analysed with the use of generalized linear models. In the second part of the dissertation, woody species composition of *Dracaena* stands was recorded using 42 circular sampling plots with 25 m radius and spatial relations between *Dracaena* trees and other mature woody plants were investigated. The positions of trees were measured using the Field-Map technology (IFER, Ltd., Jílové u Prahy, Czech

Republic) and spatial relationships were analysed using point pattern analysis by calculating the pair correlation functions in the Programita software (Wiegand & Moloney, 2004). Last part of the dissertation aimed to assess the fine scale spatial relationships between stones and plants in *Dracaena* stands and evaluated the differences of these relationships between understorey and open sites. This analysis was based on 20 digital photographs of relevés (10 from understorey and 10 from open site). Positions of plants and stone margins were identified in each photograph and their spatial relationships than analysed in Programita software.

The results showed that understorey plant species composition differed from open site composition. The former habitat showed higher  $\beta$ -diversity and species richness. Among recorded plants, 15 species were classified as understorey specialists, 6 as open-site specialists, and 23 as generalists. Rare species (48 in total), especially endemics, were more common in the understorey (39 species) than in open sites (21 species). Canopy closure and leaf litter had differential effects on species abundances among the species classes. Species richness and total abundance was found to be highest in the understorey, particularly in the case of low-to-intermediate canopy closure and litter cover where understorey and open-site specialists may co-occur. For mature woody plant species composition, *Dracaena* was the only abundant tree-size species and was spatially independent from other woody species at most distances. *Dracaena* itself tended to form clumped pattern. The exact process underlying the formation of this clumped pattern remain unclear, because more processes may be involved (accumulation of seeds beneath parent plants, collective germination of seeds in suitable abiotic microhabitats or under nurse plants, nurse effect of parent plant) and the identification of regeneration niche is difficult due to lack of regeneration. The fine scale analysis of relationships between plants and stones revealed positive association of plants with stones. This association was stronger in open sites compared to understorey which suggests that *Dracaena* ameliorates the environmental conditions.

The results supported the hypothesis of *Dracaena* role as an important nurse plant. *Dracaena*'s positive impact on overall plant diversity is even more crucial as it is the only abundant tree in the studied area making it impossible for facilitated plants to find an alternate benefactor. Findings of this dissertation underline the importance of conservation efforts to preserve *Dracaena* stands on Socotra and identify this species as a key umbrella species (Frankel & Soulé, 1981; Roberge & Angelstam, 2004) whose conservation would ensure also the protection of a number of other associated species.

## 9. Použitá literatura

- Abdallah F., Noumi Z., Ouled-Belgacem A., Michalet R., Touzard B., Chaieb M. (2012) The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) ssp. *raddiana* (Savi) Brenan presence, grazing, and water availability along the growing season, on the understory herbaceous vegetation in southern Tunisia. *Journal of Arid Environments*, **76**, 105–114.
- Abdul-Wahab S.A., Al-Hinai H., Al-Najar K.A., Al-Kalbani M.S. (2009) Fog and rain water collection from trees in the Dhofar region in the Sultanate of Oman. *The Journal of Engineering Research*, **6**, 51–58.
- Abule E., Smit G.N., Snyman H.A. (2005) The influence of woody plants and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in the Middle Awash Valley of Ethiopia. *Journal of Arid Environments*, **60**, 343–358.
- Adler P.B., Raff D.A., Lauenroth W.K. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, **128**, 465–479.
- Adolt R., Habrová H., Maděra P. (2012) Crown age estimation of a monocotyledonous tree species *Dracaena cinnabari* using logistic regression. *Trees - Structure and Function*, **26**, 1287–1298.
- Adolt R., Maděra P., Abraham J., Čupa P., Svátek M., Matula R., Šebesta J., Čermák M., Volařík D., Koutecký T., Rejžek M., Šenfeldr M., Veska J., Habrová H., Čermák Z., Němec P. (2013) Field survey of *Dracaena cinnabari* populations in Firmihin, Socotra Island: Methodology and preliminary results. *Journal of Landscape Ecology*, **6**, 7–34.
- Adolt R., Pavliš J. (2004) Age structure and growth of *Dracaena cinnabari* populations on Socotra. *Trees - Structure and Function*, **18**, 43–53.
- Agrawal A.A., Ackerly D.D., Adler F., Arnold A.E., Cáceres C., Doak D.F., Post E., Hudson P.J., Maron J., Mooney K.A., Power M., Schemske D., Stachowicz J., Strauss S., Turner M.G., Werner E. (2007) Filling key gaps in population and community ecology. *Biological Sciences Faculty Publications*, **5**, 145–152.
- Angelini C., Silliman B.R. (2014) Secondary foundation species as drivers of trophic and functional diversity: evidence from a tree-epiphyte system. *Ecology*, **95**, 185–196.
- Armas C., Pugnaire F.I. (2005) Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, **93**, 978–989.
- Armas C., Pugnaire F.I. (2009) Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 535–546.

- Arroyo M.T.K., Cavieres L.A., Peñaloza A., Arroyo-Kalin M.A. (2003) Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, **169**, 121–129.
- Attorre F., Francesconi F., Taleb N., Scholte P., Saed A., Alfo M., Bruno F. (2007) Will dragonblood survive the next period of climate change? Current and future potential distribution of *Dracaena cinnabari* (Socotra, Yemen). *Biological Conservation*, **138**, 430–439.
- Axelrod D.I. (1975) Evolution and biogeography of Madrean-Thethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **62**, 280–334.
- Badano E.I., Bustamante R.O., Villarroel E., Marquet P.A., Cavieres L.A. (2015) Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 756–767.
- Baddeley A. (2010) *Analysing spatial point patterns in R. Workshop notes*. CSIRO.
- Balfour I.B. (1888) Botany of Socotra. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **31**, 1–446.
- Banfield L.M., Damme K. Van, Miller A.G. (2011) Evolution and biogeography of the flora of the Socotra archipelago (Yemen). *The Biology of Island Floras* (ed. by D. Bramwell and J. Caujapé-Castells), pp. 197–225. Cambridge University Press.
- Baraza E., Zamora R., Hódar J.A. (2006) Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos*, **113**, 148–156.
- Bartoń K. (2014) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.12.1.
- Beals E.W. (1968) Spatial pattern of shrubs on a desert plain in Ethiopia. *Ecology*, **49**, 744–746.
- Belsky A.J., Amundson R.G., Duxbury J.M., Riha S.J., Ali A.R., Mwonga S.M. (1989) The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology*, **26**, 1005–1024.
- Belsky A.J., Mwonga S.M., Duxbury J.M. (1993) Effects of widely spaced trees and livestock grazing on understory environments in tropical savannas. *Agroforestry Systems*, **24**, 1–20.
- Bertness M.D., Callaway R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 191–193.
- Bertness M.D., Hacker S.D. (1994) Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, **144**, 363–372.
- Beyhl F.E. (1995) Der Drachenbaum und seine Verwandtschaft: 2. Der echte Drachenbaum, *Dracaena cinnabari*, von der Insel Sokotra. *Palmengarten*, **59**, 140–145.

- Beyhl F.E. (1996) The Emta tree (*Euphorbia arbuscula* Balf. fil.), a succulent tree of dracoid habitus from the island of Soqatra (*Dicotyledones: Tricococcae: Euphorbiaceae*). In H.J. Dumont (Ed.) *Proceedings of the first international symposium on Soqatra Island: present and future* (pp. 115–123). United Nations Publications, New York.
- Bezděk J., Purchart L., Král K., Hula V. (2012) List of local Socotran geographical names used in entomological literature. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, **52**, 27–67.
- Bonanomi G., Incerti G., Mazzoleni S. (2011) Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology*, **212**, 1777–1790.
- Borthagaray A.I., Fuentes M.A., Marquet P.A. (2010) Vegetation pattern formation in a fog-dependent ecosystem. *Journal of Theoretical Biology*, **265**, 18–26.
- Bremer B., Bremer K., Chase M.W., Fay M.F., Reveal J.L., Bailey L.H., Soltis D.E., Soltis P.S., Stevens P.F. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- Brittingham S., Walker L.R. (2000) Facilitation of *Yucca brevifolia* recruitment by Mojave Desert shrubs. *Western North American Naturalist*, **60**, 374–383.
- Brooker R.W., Callaghan T. V. (1998) The Balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, **81**, 196–207.
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schiffrers K., Seifan M., Touzard B., Michalet R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Brown G., Mies B.A. (2012) *Vegetation ecology of Socotra*. Springer Netherlands.
- Bruelheide H. (2000) A new measure of fidelity and its application to defining species groups. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 167–178.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J., Bertness M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 119–125.
- Buisson E., Corcket E., Dutoit T. (2015) Limiting processes for perennial plant reintroduction to restore dry grasslands. *Restoration Ecology*, **23**, 947–954.
- Burnham K.P., Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.



- De Cáceres M., Legendre P., Wisser S.K., Brotons L. (2012) Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 973–982.
- Callaway R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Callaway R.M. (2007) *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht.
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D., Cook B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844–848.
- Callaway R.M., D'Antonio C.M. (1991) Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madroño*, **38**, 158–169.
- Callaway R.M., Delucia E.H., Moore D., Nowak R., Schlesinger W.H. (1996) Competition and facilitation: Contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology*, **77**, 2130–2141.
- Callaway R.M., King L. (1996) Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology*, **77**, 1189–1195.
- Callaway R.M., Walker L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Carlucci M.B., Duarte L. da S., Pillar V.D. (2011) Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 111–119.
- Cavieres L.A., Badano E.I. (2009) Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, **97**, 1181–1191.
- Cerdà A. (2001) Effects of rock fragment cover on soil infiltration, interrill runoff and erosion. *European Journal of Soil Science*, **52**, 59–68.
- Clark D.J., Clark T.O., Duniway M.C., Flagg C. (2015) Effects of ungulate disturbance and weather variation on *Pediocactus winkleri*: Insights from long-term monitoring. *Western North American Naturalist*, **75**, 88–101.
- Clark J.R., Hemery G.E., Savill P.S. (2008) Early growth and form of common walnut (*Juglans regia* L.) in mixture with tree and shrub nurse species in southern England. *Forestry*, **81**, 631–644.
- Clements F.E. (1916) *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Clos-Arceuduc A. (1956) Etude sur photographies aériennes d'une formation végétale sahélienne: la brousse tigrée. *Bulletin de l'IFAN*, 677–684.

- Couteron P., Kokou K. (1997) Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecology*, **132**, 211–227.
- Couteron P., Lejeune O. (2001) Periodic spotted patterns in semi-arid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology*, **89**, 616–628.
- Černý V., Pereira L., Kujanová M., Vašíková A., Hájek M., Morris M., Mulligan C.J. (2009) Out of Arabia – The settlement of island Soqatra as revealed by mitochondrial and Y chromosome genetic diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, **138**, 439–447.
- Dale M.R.T. (2000) Spatial pattern analysis in plant ecology. *Journal of Ecology*, **88**, 366–367.
- Van Damme K., Banfield L. (2011) Past and present human impacts on the biodiversity of Socotra Island (Yemen): implications for future conservation. *Zoology in the Middle East*, **54**, 31–88.
- Danin A. (1999) Desert rocks as plant refugia in the Near East. *Botanical Review*, **65**, 93–170.
- Darwin C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Deblauwe V., Barbier N., Couteron P., Lejeune O., Bogaert J. (2008) The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 715–723.
- Del-Val E., Armesto J.J., Barbosa O., Christie D.A., Gutiérrez A.G., Jones C.G., Marquet P.A., Weathers K.C. (2006) Rain forest islands in the Chilean semiarid region: Fog-dependency, ecosystem persistence and tree regeneration. *Ecosystems*, **9**, 598–608.
- Diggle P. (2003) *Statistical analysis of spatial point patterns*. Arnold, London.
- Domingo F., Villagarcía L., Brenner A.J., Puigdefábregas J. (1999) Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, **95**, 67–84.
- Drezner T.D. (2007) An analysis of winter temperature and dew point under the canopy of a common Sonoran Desert nurse and the implications for positive plant interactions. *Journal of Arid Environments*, **69**, 554–568.
- Dufrêne M., Legendre P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345–366.
- Eccles N.S., Esler K.J., Cowling R.M. (1999) Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology*, **142**, 71–85.

- Facelli J.M., Pickett S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, **57**, 1–32.
- FAO (2006) *Guidelines for soil description*. FAO, Rome.
- Flores J., Jurado E. (2003) Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, **14**, 911–916.
- Fowler N. (1986) The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 89–110.
- Fowler N.L. (1988) What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, **69**, 947–961.
- Frankel O.H., Soulé M.E. (1981) *Conservation and evolution*. Cambridge University Press.
- Furuhashi T., Furuhashi K., Weckwerth W. (2011) The parasitic mechanism of the holostemparasitic plant *Cuscuta*. *Journal of Plant Interactions*, **6**, 207–219.
- García D., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M., Castro J. (2000) Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, **95**, 31–38.
- Ghazoul J. (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, **94**, 295–304.
- Gilad E., von Hardenberg J., Provenzale A., Shachak M., Meron E. (2007) A mathematical model of plants as ecosystem engineers. *Journal of Theoretical Biology*, **244**, 680–691.
- Gómez-Aparicio L. (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, **97**, 1202–1214.
- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A., Castro J., Baraza E. (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128–1138.
- Google Inc. (2013) Google Earth Pro.
- Google Inc. (2015) Google Maps [online]. Google Inc., ©2015 [cit. 2015-01-08]. Dostupné z: <https://maps.google.com/>
- Göransson H., Edwards P.J., Perreijn K., Smittenberg R.H., Olde Venterink H. (2014) Rocks create nitrogen hotspots and N:P heterogeneity by funnelling rain. *Biogeochemistry*, **121**, 329–338.

- Granda E., Escudero A., de la Cruz M., Valladares F. (2012) Juvenile–adult tree associations in a continental Mediterranean ecosystem: no evidence for sustained and general facilitation at increased aridity. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 164–175.
- Groeneveld E.V.G., Massé A., Rochefort L. (2007) *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restoration Ecology*, **15**, 709–719.
- Gross K. (2008) Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters*, **11**, 929–936.
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C., Incoll L.D. (1996) Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 527–534.
- Habrová H., Čermák Z., Pavliš J. (2009) Dragon's blood tree – Threatened by overmaturity, not by extinction: Dynamics of a *Dracaena cinnabari* woodland in the mountains of Soqatra. *Biological Conservation*, **142**, 772–778.
- Habrová H., Král K., Maděra P. (2007) The weather pattern in one of the oldest forest ecosystems on Earth – Dragon's Blood Tree forest (*Dracaena cinnabari*) on Firmihin – Soqatra Island. In J. Rožnovský, T. Litschmann, I. Vyskot (Eds.) *Klima lesa, Křtiny 11.–12.4.2007*.
- Hacker S.D., Bertness M.D. (1999) Experimental evidence for factors maintaining plant species diversity in a New England salt marsh. *Ecology*, **80**, 2064–2073.
- Hastwell G.T., Facelli J.M. (2003) Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology*, **91**, 941–950.
- Hausmann N.S., McGeoch M.A., Boelhouwers J.C. (2010) Contrasting nurse plants and nurse rocks: The spatial distribution of seedlings of two sub-Antarctic species. *Acta Oecologica*, **36**, 299–305.
- Hildebrandt A., Eltahir E.A.B. (2006) Forest on the edge: Seasonal cloud forest in Oman creates its own ecological niche. *Geophysical Research Letters*, **33**, L11401.
- HilleRisLambers R., Rietkerk M., van den Bosch F., Prins H.H.T., de Kroon H. (2001) Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. *Ecology*, **82**, 50–61.
- Holmgren M., Scheffer M., Huston M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 1966–1975.
- Holzappel C., Mahall B.E. (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, **80**, 1747–1761.

- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning - A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Hubálková I. (2011) Prediction of Dragon's Blood Tree (*Dracaena cinnabari* Balf.) stand sample density on Soqatra Island. *Journal of Landscape Ecology*, **4**, 5–17.
- Hunter A.F., Aarssen L.W. (1988) Plants helping plants. *BioScience*, **38**, 34–40.
- Hupp C.R. (1992) Riparian vegetation recovery patterns following stream channelization - a geomorphic perspective. *Ecology*, **73**, 1209–1226.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415–427.
- Chazdon R.L., Chao A., Colwell R.K., Lin S.-Y., Norden N., Letcher S.G., Clark D.B., Finegan B., Arroyo J.P. (2011) A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, **92**, 1332–43.
- Chen Z., Chen W., Leblanc S.G., Henry G.H.R. (2010) Digital photograph analysis for measuring percent plant cover in the Arctic. *Arctic*, **63**, 315–326.
- Cheung C., DeVantier L., Van Damme K. (2006) *Socotra: A natural history of the islands and their people*. Odyssey, Hong-Kong.
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. (2002) Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 79–90.
- Illian J., Penttinen P.A., Stoyan H., Stoyan D. (2008) *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Wiley, Chichester.
- Jia X., Dai X.-F., Shen Z.-X., Zhang J.-Y., Wang G.-X. (2011) Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: insights from a zone-of-influence model. *Oikos*, **120**, 472–480.
- Jian P.-Y., Hu F.S., Wang C.P., Chiang J.-M., Lin T.-C. (2013) Ecological facilitation between two epiphytes through drought mitigation in a subtropical rainforest. *PLoS ONE*, **8**, .
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78**, 1946–1957.
- Jones C.G., Shachak M. (1990) Fertilization of the desert soil by rock-eating snails. *Nature*, **346**, 839–841.
- Jumpponen A., Väre H., Mattson K.G., Ohtonen R., Trappe J.M. (1999) Characterization of 'safe sites' for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. *Journal of Ecology*, **87**, 98–105.

- Jury W.A., Bellantuoni B. (1976a) Heat and water movement under surface rocks in a field soil: I. Thermal effects. *Soil Science Society of America Journal*, **40**, 505–509.
- Jury W.A., Bellantuoni B. (1976b) Heat and water movement under surface rocks in a field soil: II. Moisture effects. *Soil Science Society of America Journal*, **40**, 509–513.
- Kawai T., Tokeshi M. (2007) Testing the facilitation–competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proc. R. Soc. B*, **274**, 2503–2508.
- Kéfi S., Eppinga M.B., de Ruiter P.C., Rietkerk M. (2010) Bistability and regular spatial patterns in arid ecosystems. *Theoretical Ecology*, **3**, 257–269.
- Kidron G.J., Yair A., Danin A. (2000) Dew variability within a small arid drainage basin in the Negev Highlands, Israel. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **126**, 63–80.
- Kikvidze Z., Khetsuriani L., Kikodze D., Callaway R.M. (2006) Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 77–82.
- Kimball S., Mattis P. (2013) GIMP: GNU Image Manipulation Program.
- King T.J., Woodell S.R.J. (1973) The causes of regular pattern in desert perennials. *Journal of Ecology*, **61**, 761–765.
- Klausmeier C.A. (1999) Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science*, **284**, 1826–1828.
- Kürschner H., Hein P., Kilian N., Hubaishan M.A. (2006) Diversity and zonation of the forests and woodlands of the mountains of northern Socotra, Yemen. *Englera*, 11–55.
- Lahav I., Steinberger Y. (2001) The contribution of stone cover to biological activity in the Negev desert, Israel. *Land Degradation and Development*, **12**, 35–43.
- Lefever R., Lejeune O. (1997) On the origin of tiger bush. *Bulletin of Mathematical Biology*, **59**, 263–294.
- Lejeune O., Couteron P., Lefever R. (1999) Short range co-operativity competing with long range inhibition explains vegetation patterns. *Acta Oecologica*, **20**, 171–183.
- Levin S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, **73**, 1943–1967.
- Levine J.M. (1999) Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, **80**, 1762–1769.

- Levine J.M., D'Antonio C.M. (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, **87**, 15–26.
- Li L., Tilman D., Lambers H., Zhang F.-S. (2014) Plant diversity andoveryielding: insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture. *New Phytologist*, **203**, 63–69.
- Li X.-Y. (2002) Effects of gravel and sand mulches on dew deposition in the semiarid region of China. *Journal of Hydrology*, **260**, 151–160.
- Lodge D.M. (1993) Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in ecology & evolution*, **8**, 133–137.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Lortie C.J., Callaway R.M. (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, **94**, 7–16.
- Ludwig F., De Kroon H., Berendse F., Prins H.H.T. (2004) The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology*, **170**, 93–105.
- Lyons K.G., Brigham C.A., Traut B.H., Schwartz M.W. (2005) Rare species and ecosystem functioning. 1019–1024.
- Macfadyen W.A. (1950) Vegetation patterns in the semi-desert plains of British Somaliland. *Geographical Journal*, **116**, 199–211.
- Madrigal-González J., Cea A.P., Sánchez-Fernández A., Martínez-Tillería K.P., Calderón J.E., Gutiérrez J.R. (2013) Facilitation of the non-native annual plant *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) by the endemic cactus *Eulychnia acida* (Cactaceae) in the Atacama Desert. *Biological Invasions*, **15**, 1439–1447.
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- Maestre F.T., Cortina J. (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)*, **271 Suppl**, S331–S333.
- Maestre F.T., Valladares F., Reynolds J.F. (2005) Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, **93**, 748–757.
- Maestre F.T., Valladares F., Reynolds J.F. (2006) The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, **94**, 17–22.

- Martorell C., Freckleton R. (2014) Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species rich assemblage. *Journal of Ecology*, **102**, 74–85.
- Matthews J.F., Ketron D.W., Zane S.F. (1993) The biology and taxonomy of the *Portulaca oleracea* L. (*Portulacaceae*) complex in North America. *Rhodora*, **95**, 166–183.
- McAuliffe J.R. (1986) Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology*, **67**, 276–280.
- McCulley R.L., Jobbágy E.G., Pockman W.T., Jackson R.B. (2004) Nutrient uptake as a contributing explanation for deep rooting in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**, 620–628.
- Mies B. (1995) On the comparison of the flora and vegetation of the island groups of Socotra and Macaronesia. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **Sup. 4**, 455–471.
- Mies B.A. (2001) *Flora und Vegetationsökologie der Insel Soqotra*. Westarp Wissenschaften.
- Mies B.A. & Beyhl F.E. (1996) The vegetation ecology of Soqotra. In H.J. Dumont (Ed.) *Proceedings of the first international symposium on Soqotra Island: present and future* (pp. 35–81). United Nations Publications, New York.
- Michalet R., Brooker R.W., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Pugnaire F.I., Valiente-Banuet A., Callaway R.M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, **9**, 767–773.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, **63**, 327–366.
- Milchunas D.G., Noy-Meir I. (2002) Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos*, **99**, 113–130.
- Miller A.G., Morris M. (2004) *Ethnoflora of the Soqotra Archipelago*. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.
- Miriti M.N. (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, **94**, 973–979.
- Mittermeier R.A., Gil P.R., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoreux J., Da Fonseca G.A.B., Seligmann P.A., Ford H., Cemex S.A. de C. V., Mittermeier R.A. (2004) *Hotspots revisited*. Conservation International.



- Moro M.J., Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefábregas J. (1997) Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology*, **11**, 425–431.
- Mouillot D., Bellwood D.R., Baraloto C., Chave J., Galzin R., Harmelin-Vivien M., Kulbicki M., Lavergne S., Lavorel S., Mouquet N., Paine C.E.T., Renaud J., Thuiller W. (2013) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, **11**, .
- Niering W.A., Whittaker R.H., Lowe C.H. (1963) The saguaro: a population in relation to environment. *Science*, **142**, 15–23.
- Nobel P.S. (1980) Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*, **141**, 188–191.
- Nobel P.S., Miller P.M., Graham E.A. (1992) Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*, **92**, 90–96.
- Noy-Meir I. (2001) Ecology of wild emmer wheat in Mediterranean grasslands in Galilee. *Israel Journal of Plant Sciences*, **49**, 43–52.
- Núñez C.I., Raffaele E., Núñez M.A., Cuassolo F. (2009) When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 1064–1071.
- Nykatya M.J., McGeoch M.A. (2008) Temperature variation across Marion Island associated with a keystone plant species (*Azorella selago* Hook. (*Apiaceae*)). *Polar Biology*, **31**, 139–151.
- O’Hanlon-Manners D.L., Kotanen P.M. (2004) Logs as refuges from fungal pathogens for seeds of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). *Ecology*, **85**, 284–289.
- Oksanen J., Blanchet, F. Guillaume Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O’Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2013) vegan: community ecology package. R package version 2.0-10.
- Olofsson J., Moen J., Oksanen L. (1999) On the balance between positive and negative plant interactions in harsh environments. *Oikos*, **86**, 539–543.
- Otsamo R. (1998) Effect of nurse tree species on early growth of *Anisoptera marginata* Korth. (*Dipterocarpaceae*) on an *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. grassland site in South Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management*, **105**, 303–311.
- Padilla F.M., Pugnaire F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196–202.
- Parker K.C. (1987) Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **114**, 149–155.

- Pennings S.C., Selig E.R., Houser L.T., Bertness M.D. (2003) Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology*, **84**, 1527–1538.
- Peters E.M., Martorell C., Ezcurra E. (2008) Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, **72**, 593–601.
- Phillips D.L., MacMahon J.A. (1981) Competition and spacing patterns in desert shrubs. *Journal of Ecology*, **69**, 97–115.
- Phillips F.J. (1909) A study of piñon pine. *Botanical Gazette*, **48**, 216–223.
- Poesen J., Lavee H. (1994) Rock fragments in top soils: significance and processes. *Catena*, **23**, 1–28.
- Poesen J.W., Torri D., Bunte K. (1994) Effects of rock fragments on soil erosion by water at different spatial scales: a review. *Catena*, **23**, 141–166.
- Porter R.F., Martins R.P. (1996) The Socotra Starling *Onychognathus frater* and Somali Starling *O. blythii*. *Sandgrouse*, **17**, 151–154.
- Price O., Russell-Smith J., Edwards A. (2003) Fine-scale patchiness of different fire intensities in sandstone heath vegetation in northern Australia. *International Journal of Wildland Fire*, **12**, 227–236.
- Pugnaire F.I., Armas C., Maestre F.T. (2011) Positive plant interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments*, **75**, 1310–1320.
- Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefábregas J., Cueto M., Clark S.C., Incoll L.D. (1996) Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, **76**, 455–464.
- Pugnaire F.I., Luque M.T. (2001) Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, **93**, 42–49.
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- Rausher M.D. (1981) The effect of native vegetation on the susceptibility of *Aristolochia reticulata* (*Aristolochiaceae*) to herbivore attack. *Ecology*, **62**, 1187–1195.
- Reinhart K.O., Maestre F.T., Callaway R.M. (2006) Facilitation and inhibition of seedlings of an invasive tree (*Acer platanoides*) by different tree species in a mountain ecosystem. *Biological Invasions*, **8**, 231–240.

- Resler L.M., Butler D.R., Malanson G.P. (2005) Topographic shelter and conifer establishment and mortality in an alpine environment, Glacier National Park, Montana. *Physical Geography*, **26**, 112–125.
- Reyes-Olivas A., García-Moya E., López-Mata L. (2002) Cacti–shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments*, **52**, 431–445.
- Rietkerk M., Boerlijst M.C., van Langevelde F., HilleRisLambers R., van de Koppel J., Kumar L., Prins H.H.T., de Roos A.M. (2002) Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, **160**, 524–530.
- Rietkerk M., van de Koppel J. (2008) Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 169–175.
- Rigg L.S., Enright N.J., Perry G.L.W., Miller B.P. (2002) The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. *Biotropica*, **34**, 199–210.
- Richards J.H., Caldwell M.M. (1987) Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia*, **73**, 486–489.
- Roberge J.M., Angelstam P. (2004) Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology*, **18**, 76–85.
- le Roux P.C., McGeoch M.A. (2010) Interaction intensity and importance along two stress gradients: adding shape to the stress-gradient hypothesis. *Oecologia*, **162**, 733–745.
- Royal Botanic Garden Edinburgh (2015) Herbarium catalogue [online]. Edinburgh: Royal Botanic Garden Edinburgh, ©2015 [cit. 2015-10-11]. Dostupné z: <http://elmer.rbge.org.uk/bgbase/vherb/bgbasevherb.php>
- Sakai A., Visaratana T., Vacharangkura T., Thai-ngam R., Tanaka N., Ishizuka M., Nakamura S. (2009) Effect of species and spacing of fast-growing nurse trees on growth of an indigenous tree, *Hopea odorata* Roxb., in northeast Thailand. *Forest Ecology and Management*, **257**, 644–652.
- De Sanctis M., Adeeb A., Farcomeni A., Patriarca C., Saed A., Attorre F. (2013) Classification and distribution patterns of plant communities on Socotra Island, Yemen. *Applied Vegetation Science*, **16**, 148–165.
- Santiago-García R.J., Colón S.M., Sollins P., Van Bloem S.J. (2008) The role of nurse trees in mitigating fire effects on tropical dry forest restoration: a case study. *Ambio*, **37**, 604–608.
- Shreve F. (1931) Physical conditions in sun and shade. *Ecology*, **12**, 96–104.

- Schiffers K., Tielbörger K. (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, **94**, 336–341.
- Schmitt J., Wulff R.D. (1993) Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in ecology & evolution*, **8**, 47–51.
- Scholes R.J., Archer S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 517–544.
- Scholte P., De Geest P. (2010) The climate of Socotra Island ( Yemen ): A first-time assessment of the timing of the monsoon wind reversal and its influence on precipitation and vegetation patterns. *Journal of Arid Environments*, **74**, 1507–1515.
- Signell S.A., Abrams M.D. (2006) Influence of rocky landscape features and fire regime on vegetation dynamics in Appalachian *Quercus* forests. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 675–684.
- Simberloff D., Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, **1**, 21–32.
- Skarpe C. (1991) Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 565–572.
- Smit C., Béguin D., Buttler A., Müller-Schärer H. (2005) Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science*, **16**, 209–214.
- Smith T., Huston M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**, 49–69.
- Spehn E.M., Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Högberg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Palmberg C., Pereira J.S., Pfisterer A.B., Prinz A., Read D.J., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. (2005) Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs*, **75**, 37–63.
- Stachowicz J.J. (2001) Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience*, **51**, 235.
- StatSoft Inc. (2011) STATISTICA (data analysis software system).
- Steenbergh W.F., Lowe C.H. (1969) Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, **50**, 825–834.

- Suzán H., Nabhan G.P., Patten D.T. (1996) The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 635–644.
- Sydes C., Grime J.P. (1981) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: I. Field investigations. *Journal of Ecology*, **69**, 237–248.
- Temperton V.M., Mwangi P.N., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Buchmann N. (2007) Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. *Oecologia*, **151**, 190–205.
- Tewksbury J.J., Lloyd J.D. (2001) Positive interactions under nurse-plants: Spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, **127**, 425–434.
- Thiv M., Thulin M., Hjertson M., Kropf M., Linder H.P. (2010) Evidence for a vicariant origin of Macaronesian-Eritreo/Arabian disjunctions in *Campylanthus* Roth (*Plantaginaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **54**, 607–616.
- Tielbörger K., Kadmon R. (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, **81**, 1544–1553.
- Tirado R., Pugnaire F.I. (2003) Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, **136**, 296–301.
- Todes D. (2009) Global Darwin: Contempt for competition. *Nature*, **462**, 36–37.
- Turner R.M., Alcorn S.M., Olin G. (1969) Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology*, **50**, 835–844.
- Turner R.M., Alcorn S.M., Olin G., Booth J.A. (1966) The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, **127**, 95–102.
- Uclés O., Villagarcía L., Cantón Y., Domingo F. (2015) Partitioning of non rainfall water input regulated by soil cover type. *Catena*, **in press**.
- Urban N.A., Swihart R.K., Malloy M.C., Dunning J.B. (2012) Improving selection of indicator species when detection is imperfect. *Ecological Indicators*, **15**, 188–197.
- Vaio M., Gardner A., Emshwiller E., Guerra M. (2013) Molecular phylogeny and chromosome evolution among the creeping herbaceous *Oxalis* species of sections *Corniculatae* and *Ripariae* (*Oxalidaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **68**, 199–211.
- Valentin C., D’Herbès J.M., Poesen J. (1999) Soil and water components of banded vegetation patterns. *Catena*, **37**, 1–24.
- Valiente-Banuet A., Ezcurra E. (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, **79**, 961–971.

- Valiente-Banuet A., Rumebe A.V., Verdú M., Callaway R.M. (2006) Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 16812–16817.
- Watt A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology*, **35**, 1–22.
- Went F.W. (1942) The dependence of certain annual plants on shrubs in southern California deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **69**, 100–114.
- Wickham H. (2009) *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer.
- Wiegand T., Kissling W.D., Cipriotti P.A., Aguiar M.R. (2006) Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *Journal of Ecology*, **94**, 825–837.
- Wiegand T., Moloney K.A. (2004) Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**, 209–229.
- Wiegand T., Moloney K.A. (2013) *Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton.
- Wood J.R.I. (1997) *A handbook of the Yemen flora*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Woodell S.R.J., Mooney H.A., Hill A.J. (1969) The behaviour of *Larrea divaricata* (creosote bush) in response to rainfall in California. *Journal of Ecology*, **57**, 37–44.
- Yair A. (1990) The role of topography and surface cover upon soil formation along hillslopes in arid climates. *Geomorphology*, **3**, 287–299.
- Yang H., Lu Q., Wu B., Yang H., Zhang J., Lin Y. (2006) Vegetation diversity and its application in sandy desert revegetation on Tibetan Plateau. *Journal of Arid Environments*, **65**, 619–631.
- Yang L., Liu N., Ren H., Wang J. (2009) Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1786–1793.
- Zhao H.L., Zhou R.L., Su Y.Z., Zhang H., Zhao L.Y., Drake S. (2007) Shrub facilitation of desert land restoration in the Horqin Sand Land of Inner Mongolia. *Ecological Engineering*, **31**, 1–8.
- Zou C.B., Barnes P.W., Archer S., McMurtry C.R. (2005) Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree-shrub clusters. *Oecologia*, **145**, 32–40.

## Příloha 1: Seznam druhů nalezených ve vegetačních snímcích

Pojetí jednotlivých druhů vychází z Miller & Morris (2004). Systém čeledí byl upraven podle APGIII (Bremer et al., 2009).

Čeď	Vědecké jméno	České jméno
<i>Acanthaceae</i> (paznehtníkovité)	<i>Asystasia gangetica</i>	-
	<i>Ballochhia atro-virgata</i>	-
	<i>Barleria tetraacantha</i>	barlerie
	<i>Blepharis maderaspatensis</i>	blefarka
	<i>Dicliptera effusa</i>	-
	<i>Hypoestes pubescens</i>	podrostovka
	<i>Rhinacanthus scoparius</i>	-
	<i>Ruellia patula</i>	ruélie
<i>Trichocalyx orbiculatus</i>	-	
<i>Anacardiaceae</i> (ledvinovníkovité)	<i>Rhus thyrsoiflora</i>	škumpa
<i>Apocynaceae</i> (toješťovité)	<i>Cryptolepis intricata</i>	-
	<i>Echidnopsis</i> sp.	užovkovka
	<i>Glossonema revoili</i>	glosonema
<i>Asparagaceae</i> (chřestovité)	<i>Asparagus africanus</i>	chřest
	<i>Dracaena cinnabari</i>	dračinec rumělkový
<i>Asteraceae</i> (hvězdnicovité)	<i>Ageratum conyzoides</i>	nestařec hnidákovitý
	<i>Euryops arabicus</i>	-
	<i>Helichrysum balfourii</i>	smil
	<i>Launaea crepoides</i>	launea
	<i>Launaea socotrana</i>	launea
<i>Pulicaria diversifolia</i>	blešník	
<i>Boraginaceae</i> (brutnákovité)	<i>Cystostemon socotranus</i>	-
	<i>Trichodesma laxiflorum</i>	-
<i>Brassicaceae</i> (brukvovité)	<i>Erucastrum rostratum</i>	ředkevník
<i>Buxaceae</i> (zimostrázovité)	<i>Buxanthus pedicellatus</i>	zimostráz
<i>Commelinaceae</i> (křížatkovité)	<i>Commelina albescens</i>	křížatka
<i>Convolvulaceae</i> (svlačcovité)	<i>Convolvulus hildebrandtii</i>	svlačec
	<i>Convolvulus sarmentosus</i>	svlačec
	<i>Cuscuta planiflora</i>	kokotice
	<i>Evolvulus alsinoides</i>	vyvinutec kuřímorový
	<i>Convolvulus siculus</i>	svlačec

<i>Cucurbitaceae</i> (tykvovité)	1 neurčený druh	
<i>Cyperaceae</i> (šáchorovité)	<i>Cyperus rubicundus</i>	šáchor
<i>Euphorbiaceae</i> (prýšcovité)	<i>Acalypha indica</i>	palnice, akalyfa
	<i>Croton socotranus</i>	kroton
	<i>Euphorbia kischenensis</i>	prýšec
	<i>Euphorbia schimperi</i>	prýšec
	<i>Euphorbia spiralis</i>	prýšec
	<i>Jatropha unicostata</i>	dávivec
	<i>Tragia balfouriana</i>	-
<i>Fabaceae</i> (bobovité)	<i>Crotalaria leptocarpa</i>	chřestnatec, krotalarie
	<i>Crotalaria spinosa</i>	chřestnatec, krotalarie
	<i>Crotalaria strigulosa</i>	chřestnatec, krotalarie
	<i>Indigofera nephrocarpa</i>	indigovník, modřil
	<i>Senna holosericea</i>	sena
	<i>Tephrosia odorata</i>	koželusk
	<i>Zygocarpum coeruleum</i>	-
	+ 3 neurčené druhy	
<i>Gentianaceae</i> (hořcovité)	<i>Exacum affine</i>	hořepník pomezní
<i>Heliotropiaceae</i> (otočnickovité)	<i>Heliotropium nigricans</i>	otočník
<i>Lamiaceae</i> (hluchavkovité)	<i>Endostemon tenuiflorus</i>	-
	<i>Lavandula nimmoi</i>	levandule
	<i>Leucas kischenensis</i>	-
	<i>Leucas virgata</i>	-
	<i>Orthosiphon pallidus</i>	trubkovec
<i>Linderniaceae</i> (puštičkovité)	<i>Craterostigma pumilum</i>	-
<i>Malvaceae</i> (slézovité)	<i>Abutilon fruticosum</i>	mračňák
	<i>Corchorus erodioides</i>	jutovník
	<i>Melhania muricata</i>	-
	<i>Pavonia arabica</i>	pavónie
	<i>Sida ovata</i>	vlákeň
<i>Moraceae</i> (morušovníkovité)	<i>Ficus cordata</i>	fíkovník
<i>Oxalidaceae</i> (šťavelovité)	<i>Oxalis corniculata</i>	šťavel růžkatý
<i>Phyllanthaceae</i>	<i>Phyllanthus maderaspatensis</i>	smuteň



<i>Plantaginaceae</i> (jitrocelovité)	<i>Campylanthus spinosus</i> <i>Nanorrhinum hastatum</i> <i>Plantago amplexicaulis</i>	- - jitrocel
<i>Polygalaceae</i> (vítodovité)	<i>Polygala erioptera</i>	vítod
<i>Portulacaceae</i> (šruchovité)	<i>Portulaca oleracea</i> <i>Portulaca quadrifida</i>	šrucha zelná šrucha
<i>Primulaceae</i> (prvosenkovité)	<i>Anagallis arvensis</i>	drchnička rolní
<i>Pteridaceae</i> (netíkovité)	<i>Adiantum balfourii</i>	netík
<i>Rubiaceae</i> (mořenovité)	<i>Oldenlandia balfourii</i> <i>Oldenlandia bicornuta</i>	oldenlandie oldenlandie
<i>Sapindaceae</i> (mýdelníkovité)	<i>Allophylus rubifolius</i>	-
<i>Solanaceae</i> (lilkovité)	<i>Lycium sokotranum</i> <i>Solanum cordatum</i> <i>Solanum incanum</i> <i>Withania adunensis</i>	kustovnice lilek lilek withanie
<i>Verbenaceae</i> (sporýšovité)	<i>Coelocarpum socotranum</i>	-
<i>Violaceae</i> (violkovité)	<i>Hybanthus enneaspermus</i>	-
<i>Vitaceae</i> (révovité)	<i>Cissus hamaderoensis</i>	žumen
<i>Xanthorrhoeaceae</i> (žlutokapovité)	<i>Aloe perryi</i>	aloe
+ dalších 7 neurčených druhů neznámých čeledí		

## Příloha 2: Seznam dřevin nalezených v inventarizačních plochách

Pojetí jednotlivých druhů vychází z Miller & Morris (2004). Systém čeledí byl upraven podle APGIII (Bremer et al., 2009).

Čeď	Vědecké jméno	České jméno
<i>Anacardiaceae</i> (ledvinovníkovité)	<i>Lannea transulta</i>	-
<i>Apocynaceae</i> (toješťovité)	<i>Adenium obesum</i>	-
<i>Asparagaceae</i> (chřestovité)	<i>Dracaena cinnabari</i>	dračinec rumělkový
<i>Burseraceae</i> (březulovité)	<i>Boswellia socotrana</i> <i>Commiphora ornifolia</i>	kadidlovník myrhovník
<i>Buxaceae</i> (zimostrázovité)	<i>Buxanthus pedicellatus</i>	zimostráz
<i>Euphorbiaceae</i> (pryšcovité)	<i>Croton socotranus</i> <i>Euphorbia arbuscula</i> <i>Euphorbia socotrana</i> <i>Jatropha unicostata</i>	kroton pryšec pryšec dávivec
<i>Fabaceae</i> (bobovité)	<i>Chapmannia gracilis</i>	-
<i>Moraceae</i> (morušovníkovité)	<i>Ficus cordata</i>	fíkovník
<i>Rubiaceae</i> (mořenovité)	<i>Carphalea obovata</i>	-
<i>Solanaceae</i> (lilkovité)	<i>Lycium sokotranum</i>	kustovnice