

Univerzita Palackého v Olomouci  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra ekologie a životního prostředí



## **Proměnlivost rostlinného společenstva na ekotonu lesostepi**

**Lukáš Lebduška**

Bakalářská práce  
předložená  
na Katedře ekologie a životního prostředí  
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků  
na získání titulu Bc. v oboru  
Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: Mgr. et MgA. Radim Hédli, Ph.D.

Olomouc 2023



Lebduška L. 2023. Proměnlivost rostlinného společenstva na ekotonu lesostepi [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci. 63 s. 15 příloh. Česky.

## Abstrakt

Lesostep představuje mozaikovitý ekosystém, který tvoří přechod mezi stepmi a opadavými listnatými lesy mírného pásu. Lesostep dosahuje ve střední Evropě své západní hranice rozšíření. Podoba středoevropské lesostepi byla dlouhodobě utvářena klimatickými faktory, topografií, substrátem, disturbancemi a během holocénu také člověkem a jeho hospodařením. V rámci lesostepi představují ekotony charakteristický prvek, na kterém se mění podmínky při přechodu ze stepi do lesa. Dochází zde k výrazné změně mikroklimatu, což má vliv na množství půdních živin, půdní reakci a na diverzitu rostlinného společenstva. Cílem této práce bylo zjistit, jaké faktory ovlivňují diverzitu a pokryvnost bylinného patra, jak se tyto faktory mění na ostrém přechodu mezi skalní stepí a listnatým lesem a jestli na ekotonu dochází ke kumulaci druhové diverzity. Výzkum byl proveden v národní přírodní rezervaci Děvín, kde bylo vytyčeno 10 transektů ve směru ze skalní stepi do lesa. Na pozicích podél transektů bylo provedeno fytocenologické snímkování a byly změřeny půdní vlastnosti. Následně byly na gradientu zkoumány změny pokryvnosti a diverzity bylinného patra spolu se změnami podmínek prostředí. V poslední řadě byly zkoumány korelace diverzity bylinného patra, jeho pokryvnosti a faktorů prostředí, jako pokryvnost stromového, keřového a mechového patra, množství organického uhlíku, pH půdy, hloubka půdy a podílu skal a skeletu, aby bylo zjištěno, jaké faktory nejvíce ovlivňují rostlinné společenstvo. Z výsledků statistických analýz vyplývá, že na gradientu ve směru ze stepi do lesa poklesla druhová diverzita a pokryvnost bylinného patra. K očekávané kumulaci druhové diverzity došlo na rozhraní prostředí ekotonu a stepi. Zásadním faktorem, který určuje diverzitu rostlinného společenstva a pokryvnost bylinného patra, je dostupnost světla, daná pokryvností stromového patra. S rostoucí pokryvností stromového patra také přímo souvisí množství organického uhlíku v půdě, které dosahuje maxima v lese. Díky pochopení rozhodujícího faktoru pro podobu bylinného patra pak mohou tyto poznatky sloužit jako podklady pro širší výzkum ekotonů a sloužit též jako podklady pro management této opomíjené, ale ohrožené a významné součásti evropské lesostepi.

Klíčová slova: biodiverzita, ekoton, skalní step, struktura vegetace, rostlinné společenstvo, vlastnosti půdy

Lebduška L. 2023. Variability of plant community in the forest-steppe ecotone [bachelor's thesis].  
Olomouc: Department of Ecology and Environmental protection, Faculty of Science,  
Palacky university of Olomouc. 63 p. 15 Appendices. Czech.

## **Abstract**

The forest steppe is a transitional ecosystem between steppes and temperate deciduous forests. The forest steppe reaches its western border in Europe. The shape of the central-European forest steppe was formed over a long period of time by climatic factors, topography, substrate, disturbances, and during the Holocene by humans and their agriculture. Within the forest-steppe, the ecotones represent a characteristic element, in which the environmental conditions change in the transition from forest to steppe. Here, the microclimate changes significantly, which influences the amount of soil nutrients, soil reaction, and the diversity of the plant community. The aim of this work was to find out which factors influence the biodiversity and coverage of the herb layer, how they change on the sharp transition between slope steppe and broad-leaved forest, and if there is a cumulation of species diversity in the ecotone. The research was conducted in the national nature reserve Děvín, where 10 transects were situated in the direction from forest to steppe. In every position within the transect was conducted phytocenological imaging and the soil properties were measured. In the next step, the changes in coverage and diversity of the herb layer were examined together with changes in environmental conditions. Lastly, the correlations between the diversity of the herb layer, its coverage, and the environmental conditions (coverage of tree, shrub, and moss layer, the amount of organic carbon, soil reaction, soil depth, and portion of rocks and soil skeleton) were examined, to find out which factors have influenced the plant community. The results of the statistical analysis show, that species diversity and coverage of the herb layer decreased on a forest-steppe gradient.

The expected cumulation of species diversity was observed on the border of the steppe and ecotonal environment. The main factor, which shapes species diversity and coverage of the herb layer is the availability of light, which is determined by the coverage of the tree layer. Increased coverage of the tree layer directly relates to the amount of organic carbon in the soil, which is most abundant in the forest. Due to the understanding of decisive factors for the shape of the herb layer can this knowledge serve as a background for more complex research of ecotones and it can also serve as a background for management of this neglected, yet endangered and important part of the European forest-steppe.

Keywords: biodiversity, ecotone, slope steppe, vegetation structure, plant community, soil properties

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením  
Mgr. et MgA. Radima Hédla, Ph.D. a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 29.7. 2023

.....

podpis

# Obsah

|   |      |
|---|------|
| Seznam tabulek .....  | vii  |
| Seznam obrázků .....  | viii |
| Seznam příloh.....  | x    |
| Poděkování .....  | xi   |
| 1 Úvod.....   | 12   |
| 1.1 Vymezení lesostepi.....   | 12   |
| 1.2 Potenciální rozšíření středoevropské lesostepi .....            | 12   |
| 1.3 Skalní stepi .....  | 14   |
| 1.4 Faktory ovlivňující existenci lesostepi ve střední Evropě ..... | 16   |
| 1.5 Charakteristika lesostepních ekotonů .....                      | 19   |
| 2 Cíle práce.....   | 24   |
| 3 Metody a popis zkoumané lokality .....                            | 25   |
| 3.1 Charakteristika lokality.....                                   | 25   |
| 3.2 Výběr ekotonů .....   | 26   |
| 3.3 Sběr dat.....   | 29   |
| 3.4 Analýza půdy .....  | 31   |
| 3.5 Statistické vyhodnocení dat .....                               | 32   |
| 4 Výsledky.....   | 34   |
| 4.1 Druhová diverzita bylinného patra .....                         | 34   |
| 4.2 Pokryvnost bylinného patra .....                                | 35   |
| 4.3 Množství organického uhlíku v půdě .....                        | 35   |
| 4.4 Půdní reakce .....  | 36   |
| 4.5 Ostatní faktory prostředí .....                                 | 36   |
| 4.6 Pokryvnost vybraných druhů.....                                 | 38   |
| 4.7 Vztahy podmínek prostředí a proměnných bylinného patra.....     | 42   |
| 5 Diskuze.....  | 45   |
| 6 Závěr.....  | 50   |
| 7 Literatura .....  | 51   |
| 8 Přílohy .....   | 58   |

## **Seznam tabulek**

|  |    |
|--|----|
| <b>Tabulka 1</b> Rozmístění pozic na transektu ..... | 30 |
|--|----|

## Seznam obrázků

|  |    |
|--|----|
| <b>Obr. 1</b> Potenciální rozložení biomů v Česku.....             | 13 |
| <b>Obr. 2</b> Ekoton na transektu 8.....                           | 27 |
| <b>Obr. 3</b> Plocha vybraná pro transekt 1 .....                  | 28 |
| <b>Obr. 4</b> Rozmístění transektů.....                            | 29 |
| <b>Obr. 5</b> Rozmístění transektů v NPR Děvín .....               | 29 |
| <b>Obr. 6</b> Rozmístění pozic na transektu .....                  | 30 |
| <b>Obr. 7</b> Počet druhů bylinného patra.....                     | 34 |
| <b>Obr. 8</b> Pokryvnost bylinného patra.....                      | 35 |
| <b>Obr. 9</b> Množství organického uhlíku .....                    | 35 |
| <b>Obr. 10</b> pH půdy .....                                       | 36 |
| <b>Obr. 11</b> Pokryvnost druhu <i>Galium glaucum</i> .....        | 39 |
| <b>Obr. 12</b> Pokryvnost druhu <i>Arrhenatherum elatius</i> ..... | 38 |
| <b>Obr. 13</b> Pokryvnost druhu <i>Teucrium chamaedrys</i> .....   | 39 |
| <b>Obr. 14</b> Pokryvnost druhu <i>Achillea pannonica</i> .....    | 39 |
| <b>Obr. 15</b> Pokryvnost druhu <i>Lamium maculatum</i> .....      | 40 |
| <b>Obr. 16</b> Pokryvnost druhu <i>Geum urbanum</i> .....          | 40 |
| <b>Obr. 17</b> Pokryvnost druhu <i>Euphorbia cyparissias</i> ..... | 41 |
| <b>Obr. 18</b> Pokryvnost druhu <i>Viola odorata</i> .....         | 41 |



|   |    |
|---|----|
| <b>Obr. 19</b> Pokryvnost druhu <i>Vincetoxicum hirundinaria</i> .....                | 42 |
| <b>Obr. 20</b> Vztah množství org. uhlíku a pokryvnosti bylinného patra .....         | 43 |
| <b>Obr. 21</b> Vztah množství org. uhlíku a počtu druhů bylinného patra .....         | 43 |
| <b>Obr. 22</b> Vztah pokryvnosti stromového patra a počtu druhů bylinného patra ..... | 44 |
| <b>Obr. 23</b> Vztah pokryvnosti stromového patra a pokryvnosti bylinného patra ..... | 44 |

## Seznam příloh

|   |    |
|---|----|
| <b>Příloha 1</b> Hloubka půdy .....   | 58 |
| <b>Příloha 2</b> Pokryvnost stromového patra .....                                      | 58 |
| <b>Příloha 3</b> Pokryvnost keřového patra .....  | 59 |
| <b>Příloha 4</b> Pokryvnost mechového patra.....  | 59 |
| <b>Příloha 5</b> Podíl skal a skeletu na každé pozici .....                             | 59 |
| <b>Příloha 6</b> Vztah průměrné hloubky půdy a počtu druhů bylinného patra .....        | 60 |
| <b>Příloha 7</b> Vztah průměrné hloubky půdy a pokryvnosti bylinného patra .....        | 60 |
| <b>Příloha 8</b> Vztah půdní reakce a pokryvnosti bylinného patra .....                 | 60 |
| <b>Příloha 9</b> Vztah půdní reakce a počtu druhů bylinného patra .....                 | 61 |
| <b>Příloha 10</b> Vztah pokryvnosti keřového patra a počtu druhů bylinného patra.....   | 61 |
| <b>Příloha 11</b> Vztah pokryvnosti keřového patra a pokryvnosti bylinného patra.....   | 61 |
| <b>Příloha 12</b> Vztah pokryvnosti mechového patra a počtu druhů bylinného patra ..... | 62 |
| <b>Příloha 13</b> Vztah pokryvnosti mechového patra a pokryvnosti bylinného patra ..... | 62 |
| <b>Příloha 14</b> Vztah pokryvnosti skal a skeletu a počtu druhů bylinného patra .....  | 62 |
| <b>Příloha 15</b> Vztah pokryvnosti skal a skeletu a pokryvnosti bylinného patra .....  | 63 |

## **Poděkování**

Chtěl bych poděkovat všem lidem, bez kterých by tato práce nemohla vzniknout. Zejména chci poděkovat svému vedoucímu, Mgr. et MgA. Radimu Hédlovi, Ph.D., za vedení této práce, za vstřícnost, cenné rady a časté připomínky. Dále bych rád poděkoval Dušanu Lekešovi za vedení při laboratorních analýzách. Také děkuji Správě chráněné krajinné oblasti Pálava za umožnění výzkumu na jedné z biologicky nejcennějších ploch v Česku. Nakonec bych rád chtěl poděkovat své rodině a přátelům za podporu a trpělivost při psaní této práce.

V Olomouci 29. července 2023.

# 1 Úvod

## 1.1 Vymezení lesostepi

Lesostepi představují jeden z nejvíce komplexních biotů mírného pásu a mají velký význam z hlediska ekologie a ochrany přírody. Zároveň patří mezi nejvíce ohrožené ekosystémy na světě kvůli jejich destrukci a nedostatečné ochraně (Erdős et al. 2019). Lesostep můžeme definovat jako přechodný ekosystém mezi stepními oblastmi a opadavými listnatými lesy mírného pásu (Illyés a Bölöni 2007). Lesostep tedy představuje přechodný ekosystém (Hais et al. 2016), ve kterém se na základě půdních a klimatických podmínek mění vzájemný poměr otevřené nelesní vegetace a více či méně uzavřených lesních porostů (Illyés a Bölöni 2007). Existence přechodné zóny, kde se lesostepi vyskytují, je dána hlavně klimatickými faktory, zejména průměrnými ročními úhrny srážek a evapotranspirací. Lesostep je také utvářena charakterem terénu, jeho topografií, sklonitostí a expozicí. Rozšíření přechodné lesostepní mozaiky nemusí být topograficky nijak omezeno, lesostep se vyskytuje jak v nížinách, tak v členitém až horském terénu (Hais et al. 2016). Pro definici lesostepi by mělo stromové patro být vysoké minimálně 2 metry a jeho pokryvnost by se měla pohybovat od 10 do 70 %. Pokryvnost bylinného patra by měla být vyšší než 10 % (Erdős et al. 2019).

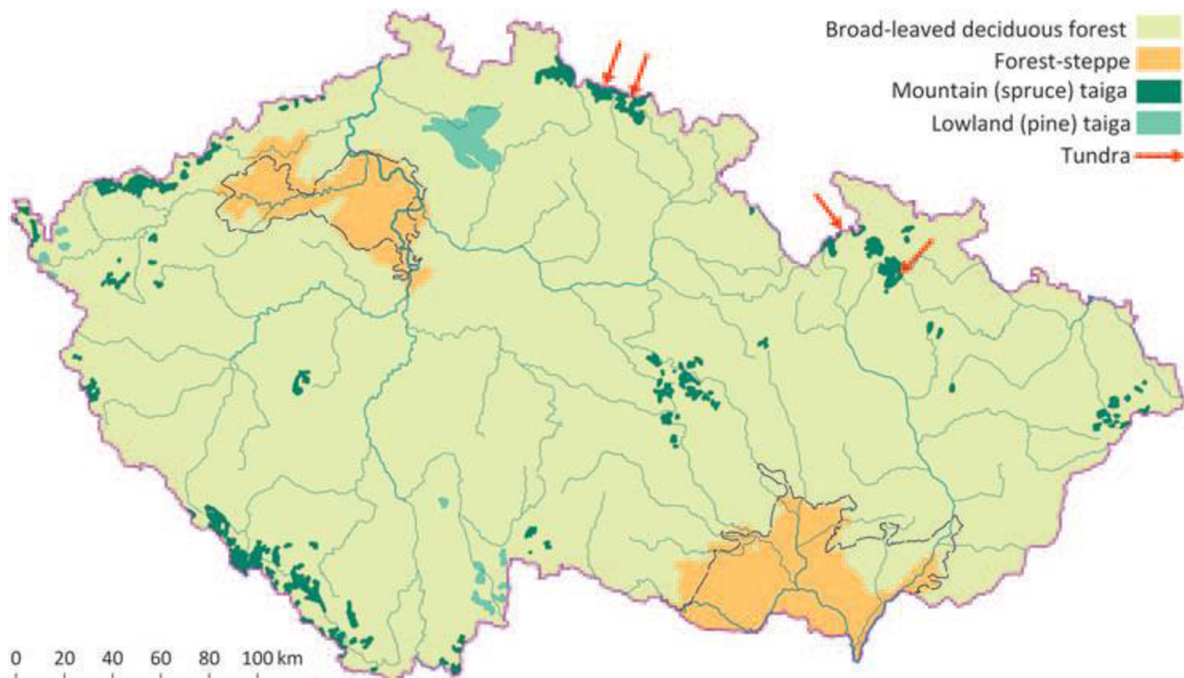
Pás palearktických lesostepi se táhne od střední Evropy po Dálný východ přibližně v délce 9000 kilometrů a šířce 430 kilometrů, přičemž zaujímá plochu 4,7 milionu kilometrů čtverečních. Představuje významnou součást vegetace řady států, zejména Maďarska, Chorvatska, Srbska, Rumunska, Bulharska, Moldavska, Ukrajiny, Ruska, Kazachstánu, Mongolska, a severní Číny (Erdős et al. 2022). V prostoru klimaticky vlhké střední Evropy tak představuje existence lesostepi unikátní fenomén, který významně ovlivňuje biodiverzitu celého regionu. Její existence ve středoevropském prostoru je důsledkem souhry mnoha faktorů, z nichž nejvýznamnějšími jsou edafické podmínky, topografie, role klimatu a vliv dlouhodobých disturbancí, které navzájem interagují v rozdílném prostorovém měřítku (Chytrý et al. 2022).

## 1.2 Potenciální rozšíření středoevropské lesostepi

Lesostep mírného pásu dosahuje v oblasti střední Evropy své západní hranice rozšíření, dále je již limitována vyššími úhrny srážek, které přichází od západu z Atlantského oceánu (Chytrý 2012). Rozšíření lesostepi ve střední Evropě je omezeno na Karpatskou pánev a Vídeňskou pánev (Erdős et al. 2018), řada českých vědců však do lesostepních oblastí řadí i Žatecko

a západní Polabí (Chytrý 2012, Pokorný et al. 2015). Do středoevropské lesostepi můžeme také řadit i Transylvánskou pánev, která je od Karpatské pánve oddělena Apusenskými horami (Feurdean et al. 2015). Co se týče otázky širšího rozsahu středoevropské lesostepi mimo Karpatskou pánev, tak zde panují rozpory, zdali oblasti jižní Moravy a Žatecka-Lounska patří do lesostepní oblasti či nikoliv. Illyés a Bölöni (2007) odmítají řazení těchto oblastí do lesostepí, zatímco například Chytrý (2012) zmíněné oblasti jako lesostep klasifikuje.

Součástí středoevropské lesostepi jsou stepní trávníky, které lze rozčlenit do tří základních kategorií: skalní step, travnatá step (svahové stepi na středně hlubokých půdách či mělkých substrátech a sprašové stepi) a luční stepi - stepní louky na mezických spraších a na černozemi (Illyés a Bölöni 2007). Poslední zmiňovaný typ je druhově nejbohatší, jelikož obsahuje druhy rostlin trávníků i lesa (Divíšek et al. 2022). Významnými prvky, které doprovází lesostep střední Evropy, jsou také písečné stepi, přesypy, slaniska a slatiny. Tyto biotopy jsou rovněž v důsledku klimatu a geomorfologie omezeny na teplé a suché oblasti, přičemž významně ovlivňují biodiverzitu samotné lesostepi a představují refugium pro ekologicky vysoce vyhraněné druhy organismů (Illyés a Bölöni 2007).



**Obr. 1** Potenciální rozložení biomů v Česku (Chytrý 2012). Světle zelenou barvou je zobrazen listnatý les, oranžová barva zobrazuje lesostep, tmavě zelená barva zobrazuje horskou smrkovou tajgu, modrozelená barva zobrazuje nížinou borovou tajgu a šipky zobrazují tundru.

Klimatické podmínky pro existenci lesostepi v Česku jsou více variabilní v důsledku její existence ve dvou oddělených regionech, jak ukazuje mapa na Obr. 1. Lesostep se vyskytuje izolovaně v Čechách na Žatecku, Dolnooharské tabuli, západní části Středolabské tabule (Pokorný et al. 2015, Chytrý 2012) a jižní Moravě, kde navazuje na lesostepi Vídeňské pánve. Obě oblasti jsou charakteristické teplým a suchým klimatem. Suché klima Žatecka, Dolnooharské tabule a západní části Středolabské tabule je způsobeno srážkovým stínem Krušných hor, nicméně relativní blízkost Severního moře způsobuje nižší míru kontinentality než u lesostepi jižní Moravy, které se nachází ve srážkovém stínu Českomoravské vysočiny a díky své větší vzdálenosti od moře má vyšší míru kontinentality (Chytrý 2012). Je nutné poznamenat, že tento popis rozšíření lesostepi v Česku je pouze potenciální, v důsledku dlouhodobého vlivu člověka je lesostep v Česku velmi fragmentovaná (Ložek 2007, Chytrý 2012), tudíž v rámci Česka (a potažmo i celé střední Evropy) nelze mluvit o souvislé lesostepi.

Lesostep jižní Moravy dále navazuje na lesostepi Vídeňské pánve (Chytrý 2012). Jejich rozšíření je výlučně omezeno na Dolnomoravský úval, který je ze západu a severozápadu ohraničen Českomoravskou vrchovinou, ze severu Dražanskou vrchovinou a Moravským krasem a z východu Bílými Karpaty. Díky hlubokým a strmým říčním údolím se expoziční lesostepi vyskytují i v Českomoravské vrchovině, tedy v oblasti kde by to klimatické podmínky neumožnily (Buček et al. 2006). Ve strmých svazích vápencových bradel Pavlovských vrchů pak tvoří součásti lesostepi skalní stepi (Buček et al. 2006).

### **1.3 Skalní stepi**

Skalní stepi tvoří součást střeoevropské lesostepi zejména v členitých pahorkatinách (Illyés a Bölöni 2007). Jedná se o prostředí, na kterém je růst lesa výrazně limitován (Hais et al. 2016). Půda skalních stepí je velmi mělká a na povrchu se vždy nachází určitý podíl podloží nebo kamenů. Skalní stepi se nachází na rozmanitém podloží – na vápenci, dolomitu, čediči, andezitu, ryolitu a na dalších vyvřelých horninách (Illyés a Bölöni 2007). Pro vznik skalních stepí hraje významnou roli topografie, stejně jako je tomu v případě lesostepi (Erdős et al. 2022). Skalní stepi se však nachází na strmějších a více exponovaných svazích než ostatní části lesostepi (Illyés a Bölöni 2007, Hais et al. 2016), jelikož travnaté stepi a luční stepi se vyskytují na hlubších půdách na úpatí skalních stepí, kde půda umožňuje růst stromové a keřové vegetace (Illyés a Bölöni 2007).

Expozice a sklon svahu hrají důležitou roli pro množství slunečního záření, které dopadá na plochu (Bennie et al. 2008). Strmé, jižně orientované svahy dostávají větší množství slunečního záření, což způsobuje jejich vyšší výhřevnost a tím pádem mají vyšší evapotranspiraci (Hais et al. 2016). Díky kamenitým, mělkým půdám, s často obnaženým podložím jsou jižně orientované skalní stepi velmi nepříznivým prostředím pro růst stromů. Tenká vrstva půdy totiž způsobuje, že skalní stepi v zimě silně promrzají a v létě naopak vysychají (Illyés a Bölöni 2007, Fischer et al. 2020). Silně ukloněné svahy skalních stepí také zadržují mnohem menší množství vody (Chytrý et al. 2022). Pro vznik skalních stepí je důležité i klima, jelikož vlhké klima podporuje růst stromové vegetace (Erdős et al. 2022).

V Panonii a v Čechách jsou skalní stepi omezeny na klimaticky suché oblasti, které se překrývají s potencionálním rozšířením lesostepí (Illyés a Bölöni 2007, Buček et al. 2006). V Česku se skalní stepi vyskytují v klimaticky teplých, suchých oblastech, zejména v Českém Středohoří, Českém krasu a na jižní Moravě. Jejich výskyt ovšem přesahuje oblast potencionálních lesostepí, jelikož se vyskytují i podél strmých říčních údolí zařiznutých do Českého masivu (Chytrý 2012, Chytrý et al. 2001, Buček et al. 2006). Rozšíření skalních stepí bylo také významně ovlivněno člověkem díky odlesňování a následné pastvě, která způsobila erozi a obnažení půdního substrátu. Pastva také způsobila expanzi keřů, odolných vůči okusu, která akcelerovala v důsledku jejího opuštění a v současnosti představuje významný problém pro biodiverzitu skalních stepí (Illyés a Bölöni 2007, Ložek 2007).

Skalní stepi jsou z hlediska druhového složení rostlin relativně podobné ostatním částem lesostepí střední Evropy, jelikož jejich rostlinná společenstva se dlouhodobě vyvíjela v obdobných podmínkách. Díky mělkým a vysychavým půdám se na skalních stepích nachází pouze solitérní stromy nebo keře. Množství srážek by umožnilo vznik lesa, ale jejich nerovnoměrné rozložení v průběhu roku a zejména letní sucha existenci lesa zcela vylučují (Illyés a Bölöni 2007). Naopak zde dominují trsnaté trávy, zejména kostřavy (*Festuca*) nebo kavyly (*Stipa*) či nízké keříky (Chytrý 2012, Chytrý et al. 2001). Kvůli silným mrazům v zimě a suchu v létě má vegetace skalních stepí největší fotosyntetickou aktivitu na jaře a v časném létě (Illyés a Bölöni 2007). Druhová diverzita rostlinného společenstva skalních stepí je také velmi závislá na meziročních výkyvech počasí (Erdős et al. 2019), kdy během let s podprůměrným úhrnem srážek a s teplým létem dochází k ústupu vytrvalých dvouděložných rostlin a trav, naopak se zvyšuje zastoupení jednoletých druhů rostlin. Roky s chladnějším a srážkově bohatším létem naopak podporují růst vytrvalých bylin (Fischer et al. 2020).

## 1.4 Faktory ovlivňující existenci lesostepi ve střední Evropě

I když bylo zmíněno, že existence lesostepi je primárně závislá na klimatických podmínkách, zejména na množství vody (Sümegei et al. 2013) a střídání období dostatku a nedostatku srážek (Erdős et al. 2019), tak samotná role klimatu by způsobila, že by se v suchých oblastech vyskytovala step a ve vlhkých oblastech by rostl les, což by zapříčinilo absenci jemnozrné mozaiky, na které se střídají lesní a nelesní biotopy v malém měřítku (Erdős et al. 2022). Proto je tedy nutné zvážit další činitele, které mají vliv na existenci lesostepi ve střední Evropě.

Klima, a zejména dostatek vláhy představuje jeden ze zásadních limitujících faktorů pro růst stromů (Sümegei et al. 2013). Hlavní příčinou nedostatečného úhrnu srážek ve středoevropské lesostepi (Žatecko-Polabí, Vídeňská pánev, Karpatská pánev a Transylvánie) je srážkový stín. Oblasti středoevropské lesostepi se nachází ve srážkovém stínu Krušných hor, Českomoravské vysočiny, Alp a Karpat, které zachytávají srážky putující ze západu od Severního moře a Atlantského oceánu. Kromě atlantského oceánu a západovýchodního proudění má na středoevropskou lesostep vliv suché mediteránní klima a kontinentální klima východní Evropy (Chytrý 2012). V důsledku toho směrem na východ roste kontinentalita, zvyšuje se teplotní amplituda, léta jsou horká a zimy mírné. Průměrný roční úhrn srážek ve středoevropské lesostepi se pohybuje mezi 420 až 600 mm (v Česku 525 mm) s dvěma srážkovými maximy na přelomu června a července a v říjnu. Průměrné roční teploty se pohybují v rozmezí od 8,25 do 13,5 °C (Chytrý 2012, Erdős et al. 2018, Chytrý et al. 2022). Průměrný roční úhrn srážek tak musí být vyšší než v pásu stepí, ale do míry, kdy neumožní existenci zapojeného lesního porostu. Takový stav nastává, když dochází periodicky ke střídání fáze vlhké s dostatečným úhrnem srážek a fáze suché s nedostatkem srážek (Illyés a Bölöni 2007). Důsledkem kombinace nedostatku srážek, horkého léta a chladných zim je omezené klíčení stromů a jejich zvýšená mortalita, což usnadňuje vznik lesostepní mozaiky (Erdős et al. 2022).

Topografie hraje důležitou roli pro vznik lesostepi jak v rámci klimaticky definovaného pásu lesostepí, tak i mimo něj, kdy právě specifické topografické podmínky mohou vyústit v koexistenci lesa, lesostepi, skalní stepi a stepních trávníků. Charakter topografie totiž dokáže ovlivnit vliv klimatu zvýšením nebo snížením místní teploty a vlhkosti (Erdős et al. 2022). V kopcovitém terénu střední Evropy se tak lesostep a stepní trávníky vyskytují na jižně orientovaných svazích, zatímco severně orientované svahy jsou porostlé lesem nebo druhotnými, člověkem udržovanými polosuchými trávníky (Chytrý et al. 2022). Důvodem pro tento stav je fakt, že jižně orientované svahy dostávají větší množství



slunečního záření, tudíž jsou teplejší a mají vyšší evapotranspiraci, což limituje růst stromů na jižně orientovaných svazích. Dalším důvodem, proč svažité terén limituje růst lesa, jsou mělké půdy, které jsou více výhřevné a zároveň zadržují malé množství vody. Severní svahy naopak dostávají menší množství slunečního záření, takže si udržují vlhkost potřebnou pro růst stromů (Hais et al. 2016). Sklon svahu má také vliv na rychlost odtoku vody, strmé svahy s mělkými půdami tedy zadrží menší množství vody spadlé ve formě srážek. Jižně orientované svahy jsou tedy i mnohem méně produktivní než ty severně orientované (Chytrý et al. 2022). Údolí, rokly či jiné výraznější terénní sníženiny si zachovávají vlhké a chladné mikroklima s dostatkem půdní vláhy, což naopak umožňuje existenci souvislejších lesních porostů ve srážkově méně příznivých oblastech (Erdős et al. 2022). Topografie také ovlivňuje větrná proudění a úhrny srážek. Jako příklad mohou posloužit sopečné kužele Českého středohoří, kdy západně orientované svahy vystavené rychlému proudění větru měly o 30 % menší úhrn srážek než východně orientované svahy. Důvodem je fakt, že srážky jsou odváty na závětrnou stranu kopce. Členitá topografie tak může vytvořit velmi rozmanitou mozaiku lesních a stepních biotopů, oddělených hrubými přechody na relativně malém měřítku (Chytrý et al. 2022). Středoevropská lesostep se vyskytuje nejčastěji v kopcovitém terénu v nadmořské výšce do 250 metrů na mořem. V případě vyšší nadmořské výšky lesostep pokrývá jižně orientované svahy kopců (Erdős et al. 2018). Díky rozmanité a členité topografii se však vyskytuje i v oblastech, kde to klimatické podmínky neumožňují.

Půda a půdotvorný substrát silně ovlivňují dostupnost vody a živin, tudíž mají vliv na strukturu lesostepní mozaiky, v jejímž rámci pak můžeme odlišit půdy lesní a nelesní. Nelze ovšem jednoznačně určit, zdali je toto rozložení přímo důsledkem vlastností substrátu nebo jiných faktorů. Existují i případy, kdy mělké půdy přímo podporují růst stromů na rozdíl od ostatní vegetace. Jedná se o půdy na hrubozrnných substrátech a velmi skeletovité půdy, které přímo zvýhodňují růst stromů díky své vysoké propustnosti a níže položené hladině spodní vody, pro kterou si stromy s dlouhými kořeny dokáží dosáhnout (Erdős et al. 2018). Jemnozrnné půdy ovšem umožňují dlouhodobější zadržení vody. Pokud jsou hlubší, tak následně mohou zadržet dostatek vody i pro růst stromů a křovin. Stepní trávníky a skalní stepi se tedy vyskytují na mělkých půdách, které vznikly na méně zvětralých horninách, díky čemuž jsou více vysychavé a limitují tak růst stromové vegetace. Tento efekt je následně násoben topografií, zejména expozicí a sklonitostí svahu (Hais et al. 2016). V některých případech může substrát limitovat růst stromů díky specifickému chemismu a umožnit tak existenci lesostepních enkláv a skalních stepí i v místech s dostatkem srážek. Příkladem je

dolomit nebo hadec, který díky vysoké koncentraci těžkých kovů limituje růst stromů a umožňuje existenci druhů rostlin vázaných na světle lesy či skalní stepi (Chytrý et al. 2022).

Spásání představuje jeden ze zásadních faktorů, který umožnil existenci lesostepní mozaiky (Erdős et al. 2022). Předpokládá se, že vliv pastvy byl pravděpodobně tak silný, že zamezil sukcesí směřující ke klimaxovému stádiu v podobě opadavého listnatého lesa. Pastva a stepní trávníky se během milionů let ovlivňovaly do té míry, že se velcí a malí herbivoři se stali nepostradatelnou součástí stepního biomu (Chytrý et al. 2022). Druhy se dělily dle potravních nároků do několika skupin – těmi nejdůležitějšími byli spásači a okusovači. Spásači – kůň (*Equus ferus*), zubr (*Bison bonasus*) a pratur (*Bos primigenus*) spásali travinnou či bylinnou vegetaci a občas okusovali keře a stromy. Okusovači – jeleni (*Cervus*), losi (*Alces*) a srnci (*Capreolus*) okusovali listy dřevin, čímž limitovali jejich růst (Sucháčková-Bartoňová et al. 2020). Kromě velkých herbivorů step obývali i malí herbivoři – sysli (*Spermophilus*), zajíci (*Lepus*) a křečci (*Cricetus*). Ti stavbou nor poškozovali kořeny, okusovali klíčící dřeviny a konzumovali semena. Také xylofágní hmyz dokázal ovlivnit množství stromové vegetace. Pokud se některý druh přemnožil, tak způsobil kalamitu, při které odumřelo velké množství stromů. Příkladem mohou být kalamity bekyně mnišky (*Lymantria dispar*) (Erdős et al. 2022). Spásání travinné vegetace v přiměřené míře má pozitivní vliv na diverzitu bylinného patra. Spásači totiž likvidují dominantní druhy rostlin, čímž uvolňují prostor pro konkurenčně slabší bylin. Bez pastvy by v bylinném patře dominovaly pravděpodobně pouze trávy a konkurenčně schopnější byliny (Jongepirová 2008). Kontinuum stromové vegetace na lesostepi existovalo částečně i díky tomu, že se stromy mohly vyvíjet uvnitř křovin jako jsou hlohy (*Crataegus*), růže (*Rosa*) nebo slivoně (*Prunus*). V průběhu času pak stromy přerostly keře, které zčásti odumřely (Vera 2000). Pastva ovšem nebyla statická, sezónní rozdíly a predátoři nutili herbivory se v krajině přesouvat a díky tomu byla spásána vždy jiná místa (Sucháčková-Bartoňová et al. 2020, Chytrý et al. 2022). Došlo tak k vytvoření mozaiky stanovišť v různém stádiu sukcese, ve kterých byly schopny přežít jak světlomilné druhy rostlin, tak rostliny vázané na stinné (Vera 2000). Na konci středního holocénu pak začaly lesostepi spásat stáda domestikovaných zvířat (Ložek 2007).

Oheň dokáže zásadním způsobem limitovat vitalitu lesa, jelikož redukuje stromový pokryv či likviduje celé lesní komplexy a tím pádem umožňuje spolu s dalšími faktory existenci lesostepní mozaiky (Zólyomi a Fekete 1994, Erdős et al. 2022). Síla požáru souvisí s množstvím akumulované odumřelé a suché rostlinné biomasy. Pokud není biomasa odstraňována pastvou či sečením, vzrůstá riziko požáru, zejména v suchých oblastech (Vera

2000). Významnější role ohně v utváření lesostepí nastala s úbytkem spásání, kdy v důsledku úbytku početnosti herbivorů došlo k akumulaci odumřelé biomasy, která byla náchylná k požárům (Sucháčková-Bartoňová et al. 2020). Vůči požárům jsou však listnaté lesy mírného pásu méně zranitelné, což neplatí u lesů tvořených jehličnany, zejména borovicemi (*Pinus*) (Vera 2000). Požáry mají často pouze povrchový charakter, při kterém shoří biomasa při zemi, případně keře a semenáčky stromů, ale stromy zůstávají netknuté díky tlusté borce. Charakter lesa tak zůstává díky požáru velmi světlý, koruny stromů nejsou propojené a propouští světlo potřebné pro bylinné patro, které se po požáru zregeneruje (Erdős et al. 2022). Požáry v lesostepi nemají přímý destruktivní vliv na bylinné patro, jelikož rostliny dokáží přežít povrchový požár ve svých podzemních částech, ale i požár slabé intenzity je smrtící pro keře a mladé stromy (Chytrý et al. 2022). Od začátku pozdního holocénu začal být hlavním strůjcem požárů v krajině člověk (Ložek 2007).

### **1.5 Charakteristika lesostepních ekotonů**

Ekoton představuje přechod mezi dvěma ekologicky odlišnými prostředími. Ekoton lesostepi je částečně zastíněn, což snižuje množství slunečního záření dopadajícího na plochu, zároveň však poskytuje rostlinám dostatek světla pro jejich růst (Chytrý et al. 2022). Lesostepní okraje můžou ovlivnit tok organismů, materiálu a energie, ovlivnit populace a můžou sloužit jako habitat pro mnoho druhů (Erdős et al. 2019).

Lesy a stepi mají odlišné environmentální, strukturní a kompoziční charakteristiky, takže vzájemná interakce těchto charakteristik je důsledkem specifické podoby okrajových společenstev (Erdős et al. 2020). Diverzita okrajů tedy může být průměrem diverzity obou prostředí (Erdős et al. 2011). Nicméně nelze toto pravidlo unifikovat, charakter přechodu ze dvou společenstev je ovlivňován mnoha faktory, záleží na druhovém složení, substrátu (Chytrý et al. 2022), managementu a disturbančnímu režimu společenstev (Loydi et al. 2014, Vojík a Boublík 2018), expozici a makroklimatu oblasti (Erdős et al. 2019).

Ekotony mají významný vliv na mikroklima. Částečné oslunění také vede ke zmírnění klimatických extrémů a k redukci evapotranspirace. Díky otevřenosti ekotonu je opad ze stromů částečně odvátný větrem, tudíž zde dochází k menšímu obohacení živinami než v lese. (Chytrý et al. 2022). Část opadanky však na ekotonu zůstává, přičemž acidifikuje a eutrofizuje půdu kvůli zvyšující se koncentraci dostupného dusíku a hliníku. Přítomnost opadanky také vede ke snížení meziroční amplitudy teplot a ke snížení počtu mrazových dní na povrchu půdy. Při vysokých teplotách a nedostatku vody opadanka zadržuje vláhu, její

rozklad dodává rostlinám potřebné živiny a redukuje teplotní amplitudu na povrchu půdy (Billings 2006, Loydi et al. 2014). Omezení negativního vlivu oslunění, sucha a vyšších teplot vede k tomu, že lesní okraje jsou hlavní místa expanze lesa a lesní vegetace na bezlesé plochy. Na ekotonu lesostepi dochází ke změně podmínek, kdy lesy mají nižší teplotu a vyšší vlhkost než stepní trávníky (Erdős et al. 2020), naopak stepní strávníky se vyznačují vyšší teplotou a nižší vlhkostí, což se projevuje i v míře rozkolísanosti teploty během dne a silnějšími teplotními výkyvy v meziročním srovnání. Ekoton tyto výkyvy dokáže vyrovnávat, díky čemuž poskytuje vhodné růstové podmínky pro druhy, které výkyvy teplot hůře zvládají a jsou zároveň náročné na světlo (Fischer et al. 2020, Chytrý et al. 2022).

Mikroklima ekotonu je výrazně ovlivněno jeho orientací a makroklimatem oblasti, ve které se daná lokalita nachází. Ve vlhkém klimatu mírného pásu mají lesní okraje silnější ekotonový efekt, tudíž se zde kumuluje více druhů rostlin a živočichů (Erdős et al. 2011). V oblastech s mediteránním klimatem jsou jižně orientované okraje sušší a méně zastíněné, což vede k existenci habitatu méně vhodného pro okrajové druhy než severně orientované okraje, které jsou vlhčí a více zastíněné, díky čemuž se zde výrazněji projevuje pozitivní okrajový efekt (Erdős et al. 2013).

Množství půdního dusíku a uhlíku se na ekotonu výrazně mění. Množství dusíku v lesní půdě je vyšší než koncentrace dusíku v půdě stepních trávníků (pohybuje se v rozmezí 3,0 - 0,3 mg/g v lesní půdě proti 2,3 - 0,3 mg/g v půdě bezlesí). Lesní půda má 1,3x vyšší koncentraci uhlíku než půda stepních trávníků. Lesní opadanka obsahuje mnohem větší množství dusíku než rostlinný opad na stepních trávnících (Billings 2006). Dostupnost těchto živin je také ovlivněna půdotvorným substrátem, pokud je půdotvorný substrát chudší na živiny jako dolomit či andezit, je výsledná úživnost půdy nižší než na vápenci nebo spraši (Chytrý et al. 2022). Druhová diverzita ekotonů je tedy nižší v místech bohatých na živiny (zejména dusík a fosfor), jelikož podporuje růst vysokých rostlin, které vytlačí konkurenčně slabší druhy s nízkým vzrůstem. Růst vysokých bylin také ovlivňuje dostupné množství vody, které tyto rostliny potřebují ve větším množství než rostliny nízkého vzrůstu. Ve středoevropských podmínkách diverzita suchých okrajů se skalními výstupy či diverzita okrajů na mělkých půdách překračuje diverzitu okrajů vlhkých okrajů na hlubších substrátech. Platí to zejména na substrátech bohatých na živiny (Erdős et al. 2011). Příkladem může být expanze ovsíku vyvýšeného (*Arrhenatherum elatius*), který se šíří zejména kvůli atmosférickým spadům dusíku a vyhovují mu hlubší půdy lesostepních ekotonů. Druhová diverzita na ekotonů na expozičních lesostepích s mělkou půdou je vyšší než okolní prostředí, zatímco druhová diverzita ekotonů na hlubokých půdách je podobná jako v okolních

prostředích. Na ekotonech na vápenci je rozhraní velmi ostré (zejména při přechodu do jižně orientovaných stepních trávníků) – je tedy nutné počítat s tím, že rostlinná společenstva se budou v lesostepním gradientu razantně měnit. Příčinou může být kontrast mělkých vysychavých půd na vápenci a hlubokých jemnozrnných sprašových půd, které svou vlhkostí a hloubkou podporují růst lesa (Chytrý et al. 2022).

Druhová diverzita ekotonu je utvářena druhovou diverzitou společenstev, které jej obklopují. Zde může dojít k několika situacím označovaným jako okrajový efekt, kdy dochází ke kumulaci diverzity druhů na místě styku dvou odlišných prostředí. Okrajový efekt může být pozitivní i negativní. V případě negativního okrajového efektu dochází k poklesu druhové diverzity na ekotonu, takže ekoton je druhově chudší než obě zmiňovaná prostředí (Chytrý et al. 2022). Příkladem může být přechod z druhově chudého bukového lesa do druhově bohaté horské louky (Erdős et al. 2011). Opakem je pak pozitivní okrajový efekt, kde mají obě prostředí podobnou druhovou diverzitu rostlin. Příkladem je přechod z nížinného listnatého lesa do druhově bohatého stepního trávníku. Obě prostředí jsou relativně druhově bohatá, přičemž stepní trávník je bohatší. Čím více jsou sobě prostředí podobná, tím výraznější bude pozitivní okrajový efekt. U prostředí, která jsou si odlišná je okrajový efekt negativní. Příkladem může být ekoton na přechodu z listnatého lesa do pole (Chytrý et al. 2022). Diverzitu také ovlivňuje stáří ekotonu. Pokud je ekoton starý, druhová diverzita může být vyšší, jelikož je dokázalo kolonizovat více druhů a ustálily se zde podmínky vhodné pro růst většího množství druhů rostlin (Erdős et al. 2011).

Okrajový efekt ekotonu může být specifický pro každou skupinu organismů. Luczaj a Sudowska (1997) uvádí, že největší druhovou diverzitu na ekotonu měly mechy, cévnaté rostliny, stromy a keře. Keře měly největší diverzitu 1 metr od okraje směrem do bezlesí, naopak diverzita stromů byla nejsilnější 3 metr směrem do lesa. Nejnižší diverzitu na ekotonu měly houby, jejichž druhová diverzita prudce vzrostla až v lese (Luczaj a Sudowska 1997). Důvodem pro to je dostatek organického materiálu v podobě opadanky a relativně stálá vlhkost lesa (Loydi et al. 2014).

Druhová diverzita ekotonů dále závisí na velikosti jádrové oblasti plošky. Pokud je ploška stepních trávníků příliš malá nebo je celá obklopená lesem, tak jsou její okraje zastíněny korunami stromů a na stepní plošku expandují lesní druhy rostlin. Pokud je lesní ploška malá, jsou okraje lesa více světlé a suché a do lesa tak vstupují druhy stepních trávníků. Pokud je přechod jemný, tak může představovat životní prostředí pro více druhů než náhlý a ostrý přechod (Erdős et al. 2019).

Druhovou diverzitu ekotonu také ovlivňuje stav obou společenstev, jejich management či disturbanční režim. Jelikož středoevropská lesostep byla silně ovlivněna člověkem, tak na stav ekotonů a jejich diverzitu má vliv jeho hospodaření. Člověkem upravené ekotony se vyznačují náhlým přechodem z lesa do bezlesí, s dvěma odlišnými ekosystémy s odlišným druhovým složením. Ekotony na pomezí lesa a stepních trávníků jsou místem, kde nejvíce postupuje sukcese a dochází k šíření lesa. V současnosti je na lesních okrajích urychlena sukcese díky růstu produkce biomasy lesů v důsledku růstu teplot a spadu atmosférického dusíku. Významný vliv na sukcesi stromové vegetace má opadanka, která redukuje klíčivost semen, zvyšuje jejich predaci houbami, představuje mechanickou bariéru a snižuje množství nadzemní biomasy rostlin (Loydi et al. 2014). V důsledku toho se mění půdní vlastnosti, dochází k acidifikaci, eutrofizaci a ubývají světlomilné druhy rostlin (Vojík a Boublík 2018). Na okraji lesa vzniká zapojený křovitý lem. Podmínky mikroklimatu jsou v keřovém zápoji podobné jako uvnitř hustého zapojeného lesa, takže se zde vyskytuje pouze velmi málo druhů rostlin (Erdős et al. 2011). I když mají ekotony velký význam z hlediska ochrany přírody, jejich kvalita se v průběhu času snižuje v důsledku snižující se kvality okolního prostředí. Příčinou úbytku biodiverzity ekotonů je úbytek biodiverzity obou prostředí, v případě stepních trávníků je to vynechání pastvy a kosení (Loydi et al. 2014), v případě lesů pak dochází k zahuštění korunového zápoje kvůli ukončení lesní pastvy a pařezinového hospodaření (Müllerová et al. 2015, Vojík a Boublík 2018). V důsledku poklesu diverzity obou obklopujících prostředí jsou tak ekotony druhově chudší.

Přechod z lesa do stepních trávníků probíhá podél gradientu. Na ekotonu probíhá výrazná změna ve složení druhů při přechodu z lesa do bezlesí. Velké množství druhů tak dokáže najít svůj habitat podél lesostepního gradientu (Erdős et al. 2020). V ekotonu lesostepi dochází k společné existenci stepních a lesních druhů rostlin (Chytrý et al. 2022). Na lesním okraji mění akumulace opadanky půdní vlastnosti v lese, což se projevuje na změně druhového složení vegetace, mikrostanovištních podmínkách a na složení půdních živin. Opadanka podél gradientu klesá z 650 g.m<sup>-2</sup> v lese na 65 g.m<sup>-2</sup> na vnějším okraji pastvin (Loydi et al. 2014). Při přechodu z lesa do trávníků dochází ke kontinuálnímu změně dominance životních forem rostlin. Podíl stromů a keřů klesá směrem k trávníkům. Jednoleté rostliny jsou nejčastější na trávníku, hemikryptofyty mají největší pokryvnost na severních lesnatých svazích (Erdős et al. 2020). Naopak Loydi et al. (2014) uvádí, že terofyty a keře dominovaly na ekotonu, na pastvinách dominovaly hemikryptofyty, kryptofyty a zejména trávy. Semenačky dřevin jsou nejhojněji zastoupené v lese a na ekotonu, zatímco ve stepi jsou jen vzácně nebo chybí (Chytrý et al. 2022).

Z hlediska fyto geografického na lesních plochách dominují druhy evropské a eurasijské, které jsou přizpůsobeny vlhčímu, oceáničtějšímu nebo chladnějším klimatu, protože opadavé lesy mírného pásu tvoří souvislý pás od západní Evropy po Dálný Východ. Kontinentální a mediteránní druhy se vyskytují na stepních trávnících díky suššímu mikroklimatu jižně orientovaných svahů (Erdős et al. 2020). Druhy, které jsou široce rozšířené, ale v dané oblasti vyskytují v pouze na ekotonech se označují jako lokální ekotonové druhy (Erdős et al. 2013). Tyto druhy, které se ve své jádrové oblasti rozšíření běžně vyskytují mimo okraje se v dané oblasti vyskytují na ekotonech, protože jim ekoton poskytuje vhodné podmínky k růstu (Erdős et al. 2019). Mnoho druhů, které bývají považovány za ekotonové jsou ve skutečnosti druhy z relativně uzavřených stepních trávníků (tj. stepní oka obklopená lesem), u kterých se předpokládá, že nemůžou tolerovat příliš horké a suché podmínky stepních trávníků (Erdős et al. 2013).

Přirozené okraje představují klíčovou součást mozaiky středoevropské lesostepi, proto je nutné chápat lesostep jako mozaiku se třemi základními komponenty (les, ekoton, stepní trávník) namísto dosavadního chápání se dvěma komponenty (Erdős et al. 2013). Lesní okraje by měly být v rámci lesa a trávníků považovány za důležitá stanoviště v mozaikovitém systému lesostepi (Erdős et al. 2020). Lesostepní mozaika by tedy měla být udržována nejen kvůli lesu a stepním trávníkům, ale i pro zachování vysoké biologické hodnoty ekotonů samotných (Erdős et al. 2019). Doposud bylo provedeno málo studií, které měří rostlinnou diverzitu na okrajích (Erdős et al. 2011), proto by měla být lesostepním ekotonům lesostepi poskytnuta větší pozornost, jak v rámci studií popisující jejich význam pro biodiverzitu, tak i jejich praktické ochraně.

## 2 Cíle práce

Cílem práce je zachytit proměnlivost pokryvnosti a diverzity rostlinného společenstva na výrazném environmentálním gradientu mezi prostředím lesa a skalní stepí. K tomu byla sebrána data o složení vegetace na jemném prostorovém měřítku. Podmínky prostředí se budou vztahovat k vlastnostem substrátu a dalším relevantním faktorům prostředí, aby se zjistilo, jaké podmínky prostředí mají vliv na druhovou diverzitu a pokryvnost rostlinného společenstva, a jak se tyto podmínky mění na přechodu mezi prostředím lesa a skalní stepí. Mezi podmínky, které byly v práci zkoumány patří pokryvnost stromového, keřového a mechového patra, pokryvnost skal a skeletu, hloubka půdy, množství organického uhlíku v půdě a pH půdy.

Očekává se, že druhová diverzita se bude v ekotonu kumulovat, tudíž se zde projeví pozitivní okrajový efekt, kdy se na ekotonu budou stýkat druhy z prostředí lesa a skalní stepi, což bude mít za následek vyšší diverzitu rostlinného společenstva.

Co se týče podmínek prostředí, tak se předpokládá, že v lese bude díky většímu množství biomasy větší množství organického uhlíku a půda bude zároveň více kyselá díky vyluhování organických kyselin z odpadu. Dále se očekává, že křoviny se budou kumulovat na ekotonu v důsledku okrajového efektu, kdy křoviny rostou pod ochranou stromů, a pokryvnost bylinného patra bude směrem do lesa klesat kvůli nedostatku světla a negativnímu vlivu opadanky, která omezuje klíčivost semen. U hloubky půdy se předpokládá, že bude vzrůstat směrem do lesa, což by mělo indikovat lepší podmínky pro existenci lesa.

Výsledkem práce je charakteristika zkoumaného lesostepního gradientu z pohledu vegetační ekologie, která bude detailně popisovat měnící se proměnné rostlinného společenstva i měnící se podmínky prostředí. Díky výsledné charakteristice zkoumaného lesostepního gradientu lze práci využít jako podklad pro další výzkum a lepší ochranu lesostepních ekosystémů a jejich ekotonů, které jsou v současnosti ohroženy absencí vhodného managementu či nadměrným využíváním lidskou činností.



### 3 Metody a popis zkoumané lokality

Praktická část bakalářské práce probíhala od dubna 2022 do konce první poloviny roku 2023. Skládala se ze sběru dat, analýzy půdních vzorků a statistického vyhodnocení. Prvním krokem bylo stanovení vybraných ploch pro sběr dat. Sběr vegetačních dat byl proveden fytoocenologickým snímkováním, dále byly odebrány půdní vzorky a změřena hloubka půdy. Fytoocenologické snímkování bylo provedeno ve dnech 6. 6. – 9. 6. a 29. 6. – 30. 6. 2022, v době vegetačního optima vegetace skalních stepí a lesů. Laboratorní analýzy půdních vzorků byly provedeny v listopadu 2022. Jelikož analýza a příprava půdních vzorků nebyla výrazně časově limitována, bylo možné tyto analýzy provést po konci vegetační sezóny. Pro samotné provedení fytoocenologického snímkování a odběru půdních vzorků nebylo potřebné složité technické vybavení. V případě půdních analýz byly potřebné složitější přístroje na měření pH půdy a pec na spalování půdního organického uhlíku. Statistické testování bylo provedeno pomocí metody ANOVA. Data byla graficky zobrazena pomocí boxplotů.

#### 3.1 Charakteristika lokality

Národní přírodní rezervace Děvín se nachází v chráněné krajinné oblasti Pálava a spolu se stejnojmenným vrcholem představuje její dominantu. Děvín představuje se svými 550 m n. m. nejvyšší vrchol Pavlovských vrchů, který se vypíná z nadmořské výšky 218 m n. m. Samotný masiv je tvořený dvěma samostatnými vrcholy, Děvín a Kotel, které jsou odděleny soutěskou (Dedek et al. 2020). Vrchol Děvína je budován jurskými vápenci, mezi které jsou vtroušeny vápnité jílovce. Bradlo Děvína má šupinovou stavbu a je ukloněné k jihovýchodu. Na úpatí bradla jsou naváté spraše (Miklín a Smolková 2011, Dedek et al. 2020).

Národní přírodní rezervace Děvín se nachází v teplé a suché oblasti s průměrnou roční teplotou 9,6 °C a s průměrným ročním úhrnem srážek 524 mm (měřeno v Mikulově). Díky orografické bariéře, kterou představují vápencová bradla Děvína je zde velmi silný efekt návětrných a závětrných svahů (Miklín a Smolková 2011).

Z půdních typů se na území Děvína vyskytují rendziny, pararendziny, černozemě, pelozemě a illimerziované půdy. V pestrém složení půd se odráží velmi různorodá vegetace. Na úpatí se nachází květnaté dubohabřiny svazu *Carpinion betuli*. Na příkrých a severně orientovaných svazích se nachází suťové lesy svazu *Tilio platyphylli-Acerion*, jejichž výskyt má v oblasti jižní Moravy azonální charakter. Na jižních svazích s mělkou půdou převládají rozvolněné šípákové doubravy svazu *Quercion pubescenti-petraeae*, které přechází v drnové

stepi svazu *Festucion valesiacae* a jihovýchodně orientované skalní stepi svazu *Bromopannonici-Festucion* (Dedek et al. 2020).

Z floristického hlediska je rezervace svým druhovým složením unikátní. Celkem se zde vyskytuje přes 700 druhů cévnatých rostlin, z nichž některé zde mají jedinou lokalitu v rámci Česka. Význam Děvína dále potvrzuje přes 15 druhů kriticky ohrožených rostlin a 50 silně ohrožených druhů rostlin. Kromě rostlin se zde nachází velmi rozmanitá fauna vázaná na skalní stepi, světlé lesy či drnové stepi (Dedek et al. 2020).

Oblast dnešní CHKO Pálava byla osídlena člověkem po velmi dlouhou dobu, což nasvědčují archeologické nálezy po lovcích mamutů před 34 až 25 tisíci lety před naším letopočtem. Během doby železné zde sídlili Keltové, po nich Germáni, Římané a Slovani (Miklín a Smolková 2011). Ve 13. století byl na východní části bradla postaven hrad Děvičky, který byl během třicetileté války vypálen. V roce 1885 byla na Děvině zřízena obora pro chov daňků a muflonů a od roku 1953 pro chov kozy bezoárové. Vysoké stavy zvěře způsobovaly eutrofizaci a degradaci stepních trávníků. Obora byla zrušena v roce 1996 (Dedek et al. 2020).

Stepní trávníky a skalní stepi sloužily v minulosti jako pastviny nebo jako louky. Ve 20. století došlo k opuštění většiny pastvy v důsledku odsunu obyvatel německé národnosti. V roce 1946 zde byla vyhlášena přírodní rezervace a pastva byla definitivně zakázána (Dedek et al. 2020, Miklín a Smolková 2011). V důsledku opuštění pastvy také došlo k expanzi křovin, zejména v lesních lemech a na drnových stepích (Dedek et al. 2020). Častější roky se suchými a teplými léty vedly k úbytku diverzity na stepích, protože vytrvalé druhy rostlin byly ve velké míře nahrazeny druhy jednoletými a ruderálními (Fischer et al. 2020). V současné době je na území NPR Děvín obnovena pastva a kosení, v malé míře se provádí postupné prořezávání lesních porostů a obnova pařezin (Dedek et al. 2020). I přes úbytek biodiverzity v nedávné době se jedná o území s mimořádnou biologickou hodnotou, na kterém se zachoval zbytek lesostepní mozaiky při přechodu z lesa do expoziční lesostepi, který je díky dlouhodobému lesostepnímu kontinuu a vysoké diverzitě vhodný pro výzkum.

### **3.2 Výběr ekotonů**

Pro zachycení proměnlivosti druhového složení a diverzity rostlinného společenstva bylo nutné sebrat data o složení vegetace na jemném prostorovém měřítku. Tato data byla sebrána pomocí transektů, které byly vedeny kolmo na linii ekotonu, směrem z lesa do skalní stepi. Aby bylo možné popsat gradient měnícího se rostlinného společenstva a podmínek prostředí, bylo nutné vybrat vhodné lokality. Pro výběr lokalit byla určena čtyři kritéria – lesní lem musí

být otevřený (tedy bez keřového zápoje), stepní ploška musí být součástí většího stepního celku, les musí být součástí většího lesního celku a obě prostředí musí mít dlouhodobou kontinuitu.

Důvodem výběru dle prvního kritéria, tedy existence ekotonu bez křovinného lemu, je realizace pozitivního okrajového efektu. Ekoton s křovinným lemem má minimální diverzitu bylinného patra a z hlediska vlhkosti, teploty a světla si udržuje podmínky lesního prostředí (Erdős et al. 2011). Přejchod je zde velmi ostrý a nedovoluje vzniknout gradientu podmínek prostředí. Prostedí lesa a stepi je v křovinném ekotonu striktně odděleno neprostupnou bariérou keřů, která zamezuje existenci druhově pestrého rostlinného společenstva na ekotonu. Naopak ekoton bez hustého křovinného lemu umožňuje existenci gradientu měnících se podmínek prostředí. Při přechodu do lesa tak pozvolna klesá teplota a míra osvětlení, naopak se zvyšuje vlhkost a hloubka půdy (Loydi et al. 2014, Chytrý et al. 2022). Díky tomu dokáží druhy nalézt svůj habitat podél lesostepního gradientu dle podmínek, které jim vyhovují. Ekoton bez křovinného lemu tak pozitivním způsobem ovlivňuje druhou diverzitu (Erdős et al. 2020). Díky dlouhodobému kontinuu lesa a stepních trávníků na Děvině jsou obě prostředí druhově rozmanitá a na otevřených ekotonech dochází k realizaci pozitivního okrajového efektu (Chytrý et al. 2022). Příklad vhodné lokality pro vedení transektu je ekoton na Obr. 2.



**Obr. 2** Ekoton na transektu 8 (© Lukáš Lebduška)

Druhé kritérium bylo, že stepní ploška musí být navázána na jinou stepní plošku nebo nesmí mít průměr menší než 10 metrů a zároveň nesmí být celá obklopena lesem. Pokud by byla celá obklopena lesem a zároveň by měla průměr menší než 10 metrů, neměla by vlastní jádrové prostředí, protože by byla částečně zastíněna korunami stromů a mikroklima stepní plošky by bylo více ovlivněné lesem. V důsledku toho by došlo k expanzi lesních druhů do

prostředí stepi a zároveň by se zde neudržely druhy úzce vázané na skalní stepi. Izolovanost by způsobila, že by zde byla menší druhová diverzita rostlin než na rozlehlější ploše skalní stepi (Erdős et al. 2019).

Třetí kritérium se týkalo kontinuity a rozlohy lesa. Plocha nesměla být izolovaná a zároveň nesměla být v průměru menší než 20 metrů. Důvodem zde byla opět existence vnitřního prostředí lesa, které u plošky lesa s malou rozlohou nemůže existovat, jelikož daná ploška by měla okraje, které by byly pod vlivem stepního mikroklimatu. Lesní druhy rostlin vyžadující stinné lesní mikroklima by nemohly růst v malé lesní ploše (Erdős et al. 2019).

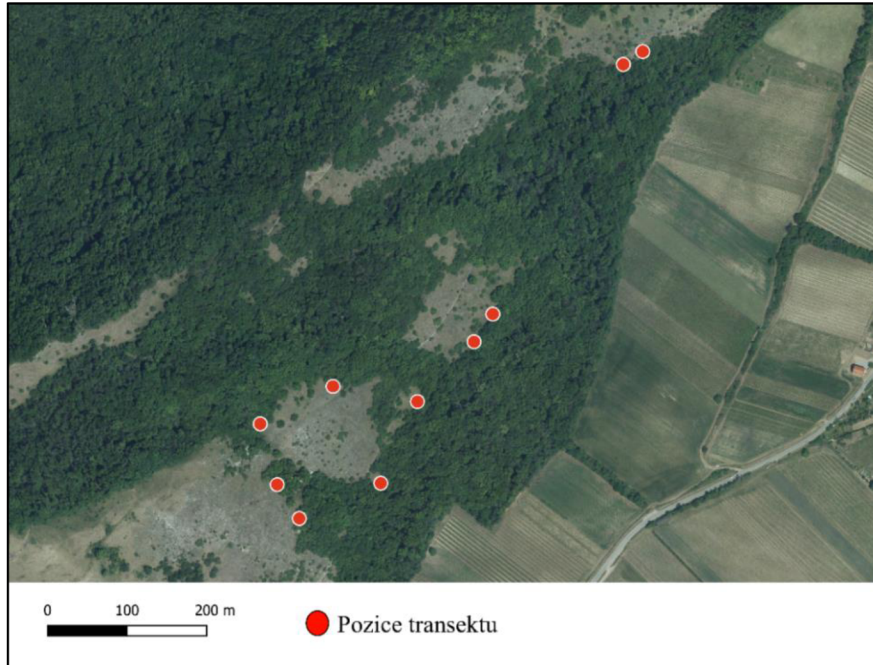
Čtvrté kritérium se týkalo dlouhodobé kontinuity lesa a skalní stepi. Kvůli výsadbám z 19. století, které se nachází na vrcholu Kotle a na vrcholové plošině Děvína byly tyto lokality zamítnuty. Jednalo se o plochy, které byly většinou osázeny borovicí černou (*Pinus nigra*) a trnovníkem akátem (*Robinia pseudoacacia*). Byly také zamítnuty louky pod skálou Strážce, jelikož se jedná o čistě luční porosty sekundárního charakteru, oddělené od suťového lesa valem, který sloužil na ochranu pařezin před ovce, které zde dříve pásly. Přejít na takovýchto plochách je velmi ostrý a okrajový efekt se zde výrazně neprojevuje. Naopak plochy na jižním svahu Děvína byly ušetřeny výsadeb a les se zde vyskytoval dlouhodobě (Dedek 2020). Díky tomu je zde zachovalý lesostepní gradient, kde se projevuje okrajový efekt. Příkladem lokality, vybrané pro umístění transektu, je plocha číslo 1 (obr. 3).



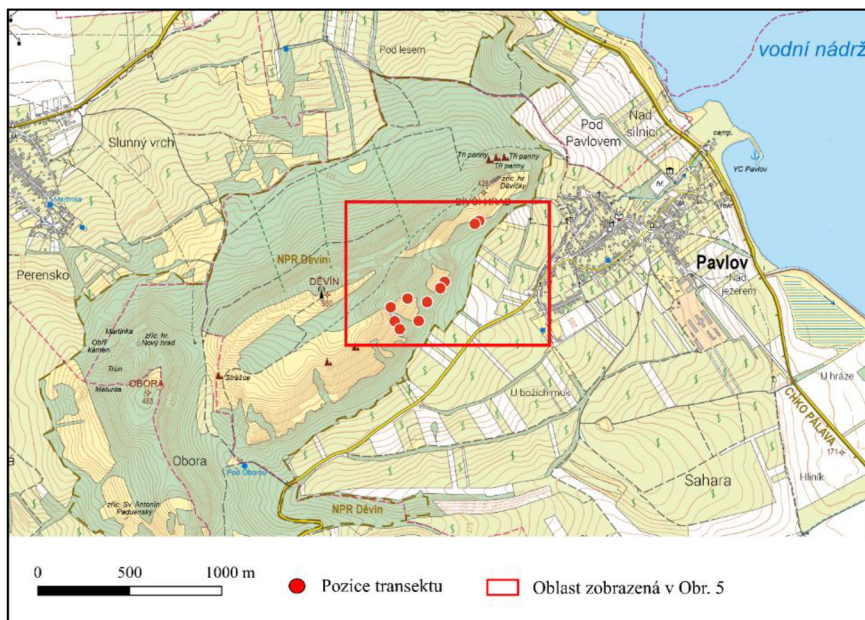
**Obr. 3** Plocha vybraná pro transekt 1 (© Lukáš Lebduška)

Aby byla vyloučena výraznější změna rostlinného společenstva vlivem zavlečení ruderalních druhů, tak byly vybrány plochy, kolem kterých nevedla ve vzdálenosti 10 metrů žádná turistická cesta nebo pěšina. Z toho důvodu byly zamítnuty plochy v okolí zříceniny Děvičky, jejichž okolí je velmi často navštěvováno.

Na základě těchto kritérií bylo subjektivně vybráno 10 lokalit, na kterých byly vytyčeny transepty. Vzhledem ke kritériím a zejména kvůli malému počtu ekotonů bez křovinného zápoje, byly lokality rozmístěny nepravidelně, jak je vidět na Obr. 4 a Obr. 5. Každý transekt byl orientován kolmo na hranici lesa a stepi.



**Obr. 4** Rozmístění transeptů (Zdroj podkladového ortofota: ČÚZK 2023a, vytvořeno v programu QGIS)



**Obr. 5** Rozmístění transeptů v NPR Děvín (Zdroj podkladové mapy: ČÚZK 2023b, vytvořeno v programu QGIS)

### 3.3 Sběr dat

Data o vegetačním pokryvu a podmínkách prostředí na jemném prostorovém měřítku byla sebrána pomocí transeptů. Každý transekt měřil 13 metrů a nacházelo se na něm devět

kruhových ploch (pozic), každá o ploše 1 m<sup>2</sup> s poloměrem 0,56 m. Středový bod celého transektu byl umístěn do místa, kde začínala vyšší pokrývnost stromového patra. Tyto pozice nebyly v rámci transektu rozmístěny rovnoměrně. Ve středu transektu byly tři pozice zhuštěny bez mezer, aby byla zachycena co nejmenší změna prostorového měřítka. Směrem ke konci transektu se mezera mezi pozicemi postupně zvětšovala, jelikož se zde předpokládalo, že změna rostlinného společenstva nebude výrazná. Rozmístění pozic na transektu umožnilo jejich rozdělení ve statistické analýze do tří skupin, kdy každá skupina byla o třech pozicích. První skupina představovala pozice na prostředí stepi, druhá představovala pozice v prostředí ekotonu, třetí představovala pozice v prostředí lesa. Mezery mezi jednotlivými pozicemi jsou zaznamenány v Tab. 1 a nákres transektu je zobrazen na Obr. 6 na příkladu transektu číslo 1.

| P | střed (m) | mezera (m) |
|---|-----------|------------|
| 1 | 6         | 1          |
| 2 | 4         | 0.5        |
| 3 | 2.5       | 0.5        |
| 4 | 1         | 0          |
| 5 | 0         | 0          |
| 6 | 1         | 0          |
| 7 | 2.5       | 0.5        |
| 8 | 4         | 0.5        |
| 9 | 6         | 1          |

**Tabulka 1** Rozmístění pozic na transektu



**Obr. 6** Rozmístění ploch na transektu (Zdroj podkladového ortofota: ČÚZK 2023b)

Celkem bylo vytyčeno 10 transektů, tedy provedeno 10 opakování o celkovém počtu 90 pozic. Počáteční, prostřední a koncová pozice transektu byly viditelně označeny pomocí dřevěného kolíku s červeně obarveným horním koncem. Vytyčení transektu probíhalo pomocí provazu, který byl dlouhý 13 metrů a na kterém byly v rozestupech uvázány uzly, které značily střed každé pozice. V rámci každé pozice byly sebrány údaje o pokryvnosti vegetačních pater, pokryvnosti skal a skeletu, pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin, hloubce půdy a byly odebrány půdní vzorky.

Pokryvnosti vegetačních pater (stromového, keřového, bylinného a mechového) byly zaznamenány v procentech. Na každé pozici byl zaznamenán podíl skalních výstupů a půdního skeletu (též zaznamenán v procentech). Údaje o pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin byly zaznamenány pomocí Braun-Blanquetovy stupnice. Rostliny byly určovány podle Klíče ke květeně České republiky (Kaplan 2021). Hloubka půdy byla změřena pomocí pěti náhodně provedených vpichů, které byly limitovány maximální hloubkou 15 centimetrů. Pět vpichů bylo provedeno za účelem minimalizace rizika vzácných jevů a zároveň o co nejreprezentativnější údaje o průměrné hloubce půdy. Tyto údaje byly dále zprůměrovány. Půdní vzorky byly odebrány malou lopatkou z pěti míst na pozici za účelem co nejvíce reprezentativního půdního vzorku za celou pozici.

### **3.4 Analýza půdy**

Půdní vzorky byly odebrány do igelitových sáčků a označeny dle transektu a pozice. Po ukončení fytoecologického snímkování byly půdní vzorky uchovávány na suchém místě a po samotném ukončení měření byly odvezeny na pracoviště Botanického ústavu Akademie věd v Brně, kde byly vysušeny a po dobu několika měsíců zde byly ponechány do započetí analýz. Analýzy byly provedeny podle metodiky jednotných pracovních postupů Ústavu kontrolního a zkušebního ústavu zemědělského (Zbiral et al. 2016).

Půdní vzorky byly analyzovány v laboratoři, kde byla změřena půdní reakce a množství organického uhlíku. Před samotnou analýzou byl každý vzorek půdy z transektu vysušen a následně přeset přes 2mm síto na jemnozem. Po přesetí byl každý vzorek homogenizován pomocí hmoždíře v keramické misce, aby byly rozměrnější agregáty rozdraceny na jemnozrný materiál, který je vhodný pro analýzu.

Analýza půdní reakce byla provedena 11. 11. 2022. Ze vzorku z každé pozice bylo odebráno 10 mililitrů půdy do odměrného válce a následně bylo přidáno 50 mililitrů

destilované vody. Takto připravené vzorky byly vloženy do třepačky, každý vzorek se promíchal po dobu 1 minuty a následně se ponechal 1 hodinu odstát před samotným měřením.

Analýza množství půdního uhlíku byla provedena ve dnech 17. a 18. 11. 2022. Půdní vzorky byly homogenizovány v keramické misce pomocí hmoždíře na velmi jemný prach a následně byl odebráno 100 miligramů a vloženo do pece na spalování půdního uhlíku. Spalování probíhalo po dobu 380 sekund a po jeho provedení bylo zaznamenáno množství spáleného uhlíku a vzorek bez uhlíku byl odstraněn.

### 3.5 Statistické vyhodnocení dat

Pro analýzu dat byly zvoleny tři metody: grafické zobrazení pomocí boxplotů, jednocestná ANOVA k testování rozdílů mezi pozicemi na transektu, a korelace podmínek prostředí a proměnných rostlinného společenstva. Aby bylo možné data z Braun-Blanquetovy stupnice použít pro analýzy, bylo nutné provést transformaci, během které byla nejprve původní stupně nahrazeny střední hodnotou rozsahů pokryvnosti jednotlivých stupňů. Tyto hodnoty byla následně odmocněny, aby bylo možné data z Braun-Blanquetovy stupnice pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin využít v grafickém zobrazení a při statistických analýzách. Důvodem pro odmocnění středních hodnot je fakt, že neodmocněné střední hodnoty by ve statistickém souboru způsobily výrazné rozdíly a znemožnily by efektivnější vizuální interpretaci dat.

Za účelem grafické vizualizace a následné interpretace části dat, která se týká pokryvnosti, byly zvoleny krabicové diagramy – boxploty. Pomocí krabicového diagramu byla zobrazena data o pokryvnosti vegetačních pater, procentuálním pokryvu skal a skeletu, druhové diverzitě rostlin, pokryvnosti vybraných druhů rostlin, hloubce půdy, půdní reakce a procentuálním podílu půdního uhlíku. Pro každý parametr byla zobrazena data jak pro všech devět pozic na transektu, tak pro tři typy prostředí – pro pozice na stepi, na ekotonu a v lese. Tato dvojí vizualizace umožnila lepší pochopení změny daného parametru na lesostepním gradientu na jemném měřítku a v hrubším měřítku pro tři typy prostředí.

Aby bylo lépe možné popsat měnící se podmínky prostředí na transektu i samotnou změnu rostlinného společenstva, tak bylo vybráno devět druhů rostlin s odlišnými ekologickými nároky, pomocí kterých bylo možné lépe popsat měnící se podmínky při přechodu ze stepního prostředí do lesního. Byly vybrány následující druhy rostlin: svízel sivý (*Galium glaucum*), ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*), ožanka kalamandra (*Teucrium chamaedrys*), řebříček panonský (*Achillea pannonica*), hluchavka skvrnitá (*Lamium*



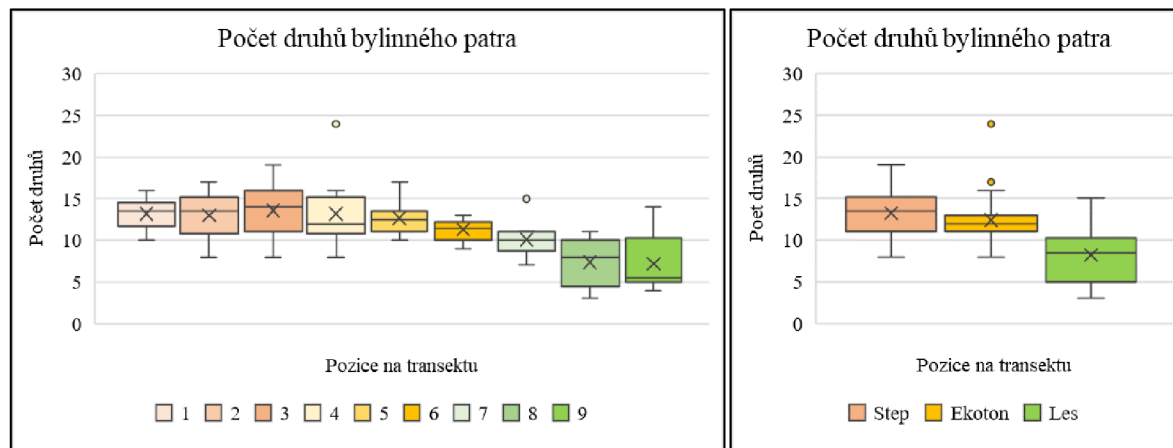
*maculatum*), kulík městský (*Geum urbanum*), pryšec chvojka (*Euphorbia cyparissias*), violka vonná (*Viola odorata*) a tolita lékařská (*Vincetoxicum hirundaria*). Podmínkou pro zkoumání pokryvnosti těchto druhů byla jejich přítomnost alespoň v 8 z 10 transektů.

Pro zjištění rozdílů v daných parametrech mezi jednotlivými pozicemi a jednotlivými typy prostředí na transektu byla vybrána jednocestná ANOVA. Byla zvolena 5 % hladina průkaznosti s nulovou hypotézou, že hodnoty zkoumaných proměnných se podél transektů neliší. Pro zjišťování rozdílů v typech prostředí byly použity dva stupně volnosti pro faktor a 87 stupňů volnosti pro chybu, při zjišťování rozdílů mezi jednotlivými pozicemi bylo použito osm stupňů volnosti pro faktor a 81 stupňů volnosti pro chybu. ANOVA byla vypočtena pro proměnné rostlinného společenstva a prostředí, pro rozdíly v pokryvnosti jednotlivých druhů vypočtena nebyla, jelikož tyto výsledky nejsou hlavním cílem práce. ANOVA byla vypočtena pomocí programu Microsoft Excel.

Pro zjištění, které faktory nejvíce ovlivňují změnu rostlinného společenstva na ekotonu lesostepi, byly korelovány vysvětlující proměnné (podmínky prostředí – pokryvnost stromového, keřového a mechového patra, pokryvnost skal a skeletu, hloubka půdy, pH půdy, množství organického uhlíku) a vysvětlované proměnné (počet druhů bylinného patra a pokryvnost bylinného patra). Vztah obou proměnných byl zobrazen graficky pomocí bodového diagramu, kdy na ose X byly zobrazeny vysvětlující proměnné - podmínky prostředí a na ose Y byly zobrazeny vysvětlované proměnné – počet druhů bylinného patra a pokryvnost bylinného patra. Do diagramu byla následně proložena lineární spojnice trendu, která ukazuje, jakou korelaci mají obě proměnné a bylo zobrazeno množství vysvětlované variability  $R^2$ .

## 4 Výsledky

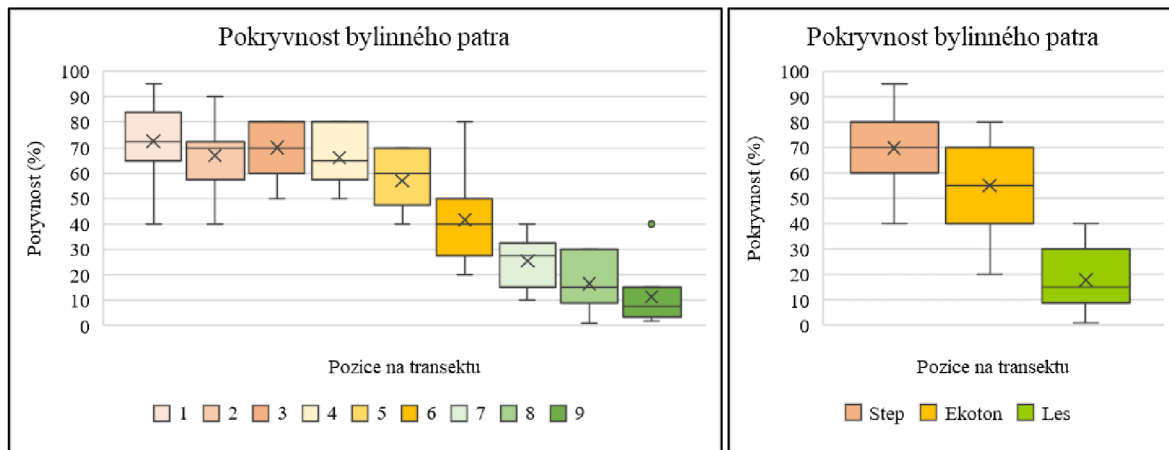
### 4.1 Druhová diverzita bylinného patra



**Obr. 7** Počet druhů bylinného patra na každé pozici transektu ze stepi do lesa (vlevo) a ve třech typech prostředí, kde každé sdružuje tři pozice na transektu (vpravo). V každém dílčím grafu je medián znázorněn pomocí křížku, průměr vodorovnou linií, mezikvartilové rozpětí pomocí boxů, vousy značí minimální a maximální hodnoty mimo odlehých, vyznačených kroužky. Každý boxplot na grafu vpravo je složen z 9 hodnot, každý boxplot na grafu vlevo je složen z 27 hodnot

Druhová diverzita bylinného patra ve stepním prostředí byla vyšší oproti ostatním typům prostředí (Obr. 7), jelikož ve stepním prostředí se průměrný počet druhů pohyboval kolem 13 druhů na pozici. U pozice 3, což je stepní pozice nejbližší lesu, byl zaznamenán nejvyšší průměrný počet druhů. Na ekotonových pozicích došlo k mírnému poklesu v počtu druhů, kdy se průměr pohyboval od 14 druhů na pozici 4 do 11 druhů na pozici 6. V lese došlo k výraznému poklesu počtu druhů, směrem do lesa se druhová diverzita dále snížila. Na ekotonu tedy nedochází ke kumulaci druhové diverzity, počet druhů se zde spíše snižuje, druhová diverzita je vyšší na rozhraní stepi a ekotonu. ANOVA prokázala, že pro druhovou diverzitu bylinného patra existují signifikantní rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí ( $F = 26,23$ ;  $p < 0,001$ ). Signifikantní rozdíly byly prokázány také mezi jednotlivými pozicemi v rámci celého transektu ( $F = 7,96$ ;  $p < 0,001$ ).

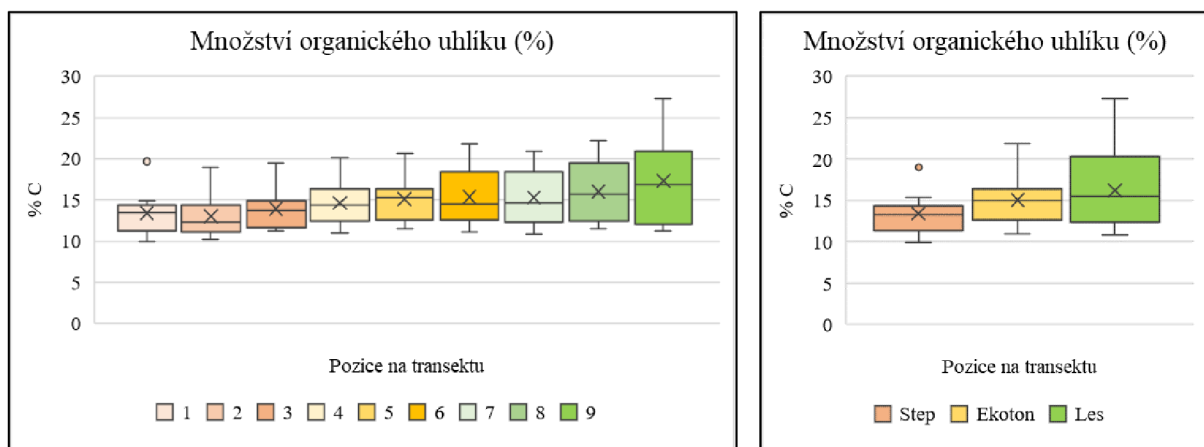
## 4.2 Pokryvnost bylinného patra



Obr. 8 Pokryvnost bylinného patra na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Pokryvnost bylinného patra měla na lesostepním gradientu sestupný trend (Obr. 8). V prvních čtyřech pozicích zůstala pokryvnost relativně podobná, i přes drobné poklesy na jednotlivých pozicích. Na páté pozici na ekotonu ovšem došlo k poklesu, který soustavně pokračoval směrem do prostředí lesa, kde průměrná pokryvnost bylinného patra na pozici 9 dosáhla 10 %. Na stepi byla pokryvnost bylinného patra relativně vysoká, s průměrnou hodnotou kolem 70 %, na ekotonu poklesla na hodnotu kolem 50 %. Rozdíl v pokryvnosti bylinného patra v prostředí stepi a ekotonu nebyl tak výrazný, jako rozdíl pokryvnosti těchto dvou prostředí oproti prostředí lesa. ANOVA prokázala, že pro pokryvnost bylinného patra existují signifikantní rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí ( $F = 105,88$ ;  $p < 0,001$ ). Stejně signifikantní rozdíly byly prokázány mezi jednotlivými pozicemi v rámci transektu ( $F = 34,74$ ;  $p < 0,001$ ). Z hlediska pokryvnosti bylinného patra se tedy od sebe průkazně liší jak tři zkoumaná prostředí, tak i jednotlivé pozice na transektu.

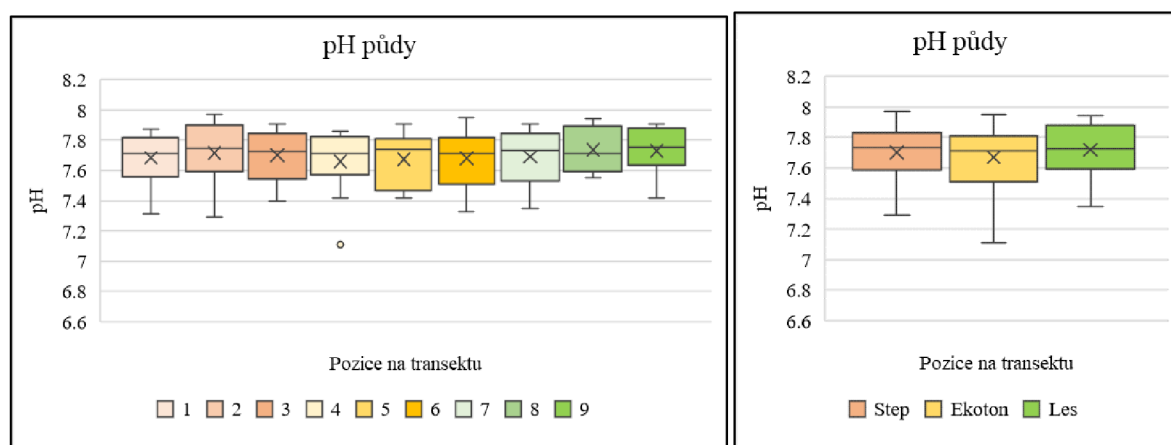
## 4.3 Množství organického uhlíku v půdě



Obr. 9 Množství organického uhlíku na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Množství organického uhlíku ve svrchní vrstvě půdy průběžně narůstalo ve směru z prostředí stepi do prostředí lesa, kde dosáhlo svého maxima (Obr. 9). Na stepi se množství organického uhlíku pohybovalo pod 15 %. V prostředí ekotonu množství organického uhlíku, zejména co se týče průměru, vzrostlo. Největší množství organického uhlíku v půdě bylo zaznamenáno v lesním prostředí. ANOVA prokázala, že pro množství organického uhlíku existují signifikantní rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí ( $F = 5,49$ ;  $p = 0,006$ ). Mezi jednotlivými pozicemi v transektu však signifikantní rozdíly prokázány nebyly ( $F = 1,611$ ;  $p = 0,13$ ). Změna v množství organického uhlíku zde představuje pozvolný gradient a statisticky průkazný rozdíl se projevuje pouze na hrubším měřítku.

#### 4.4 Půdní reakce



Obr. 10 pH půdy na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

V pH byly zaznamenány pouze nepatrné rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí i mezi jednotlivými pozicemi na transektu (Obr. 10). ANOVA neukázala signifikantní rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí ( $F = 0,57$ ;  $p = 0,57$ ) ani mezi pozicemi v rámci transektu ( $F = 0,2$ ;  $p = 0,99$ ).

#### 4.5 Ostatní faktory prostředí

Statistické analýzy byly provedeny i pro ostatní faktory prostředí, tyto faktory však neprokázaly výraznou změnu mezi jednotlivými typy prostředí nebo nebyly pro výzkum kvůli určitým důvodům relevantní. Mezi tyto zkoumané podmínky prostředí patřily hloubka půdy, pokryvnost stromového patra, pokryvnost keřového patra, pokryvnost mechového patra a podíl skal a skeletu.

V případě hloubky půdy nebyl zaznamenán rozdíl mezi jednotlivými typy prostředí (Příloha 1). Výsledky ANOVY pro tři typy prostředí ( $F = 1,13$ ;  $p = 0,33$ ) i pro rozdíly mezi

jednotlivými pozicemi ( $F = 0,87$ ;  $p = 0,55$ ) prokázaly absenci signifikantního rozdílu. V hloubce půdy tedy nejsou signifikantní rozdíly ve třech typech prostředí, ani v jednotlivých pozicích na transektu.

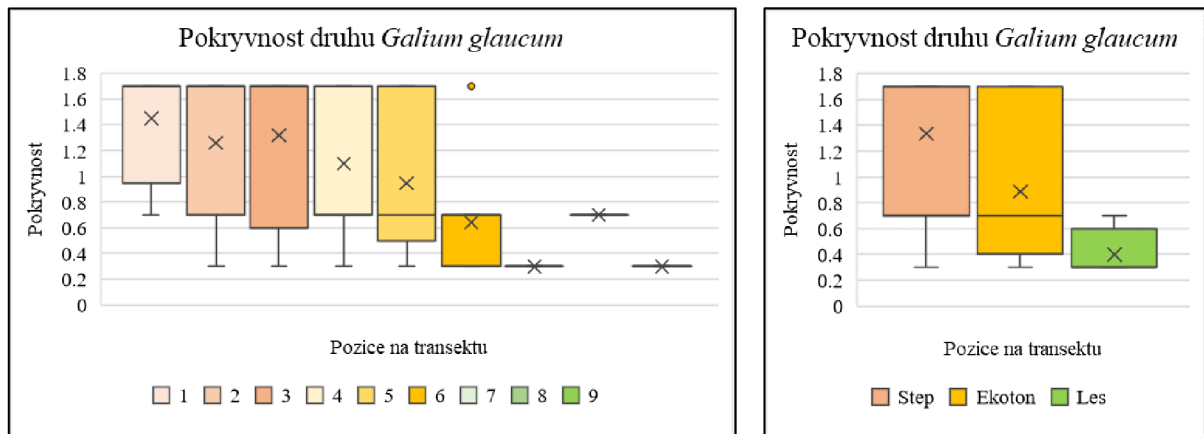
Pokryvnost stromového patra postupně vzrostla ve směru ze stepního prostředí do lesního prostředí (Příloha 2). Na některých lesních pozicích nebylo dosaženo 100 % pokryvnosti stromového patra kvůli mezerám v korunovém zápoji, jednotlivým druhům stromů a charakteru terénu. ANOVA prokázala, že pro pokryvnost stromového patra existují signifikantní rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí ( $F = 140,86$ ;  $p < 0,001$ ). Stejně signifikantní rozdíly byly prokázány mezi jednotlivými pozicemi v rámci transektu ( $F = 54,74$ ;  $p < 0,001$ ). Z hlediska pokryvnosti stromového patra se od sebe průkazně liší jak tři zkoumaná prostředí, tak i jednotlivé pozice na transektu. Jelikož se jednalo o podmínku prostředí, jejíž výsledek byl před samotným výzkumem upravený metodikou, tak byla přesunuta sem.

V případě pokryvnosti keřového patra (Příloha 3) byl zaznamenán nárůst pokryvnosti keřového patra na ekotonu a v lese. Nicméně v rámci výzkumných byly cíleně vybrány přechody bez neprostupného křovitého lemu. Z tohoto důvodu nebylo pokryvnost keřového patra považovat za relevantní, protože potenciální pozice s vyšší pokryvností keřového patra, která by dle předpokladů byla nejvyšší na ekotonech, byly předem ze snímkování vyřazeny.

Pokryvnost mechového patra (Příloha 4) naznačovala určitý nárůst na ekotonu a pokles v lese a na stepi. ANOVA však neprokázala signifikantní rozdíly mezi třemi typy prostředí ( $F = 0,77$ ;  $p = 0,26$ ), ani mezi jednotlivými pozicemi ( $F = 0,11$ ;  $p = 0,99$ ). Změna pokryvnosti mechového patra na transektu tedy nemůže být považována za signifikantní.

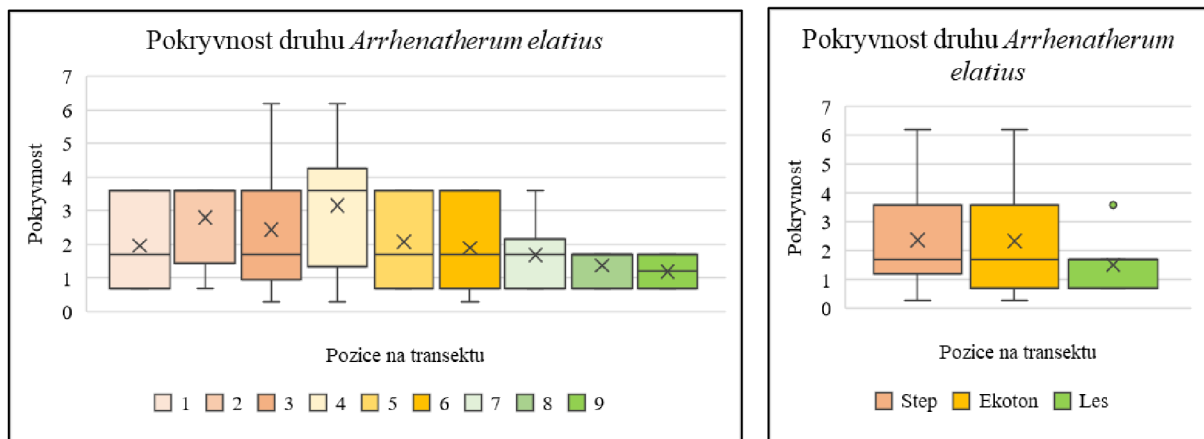
V případě podílu skal a skeletu (Příloha 5) na pokryvnosti narostl podíl skelet a skal ve směru ze stepního prostředí do lesního. Nejvyšší podíl skal a skeletu byl zaznamenán v lese a nejnižší byl zaznamenán na stepi, nicméně důvodem zde může být fakt, že na stepi byl skelet pokrytý vegetací, zatímco v lese, kde byla průměrná pokryvnost bylinného patra nižší, měl skelet vyšší pokryvnost. ANOVA prokázala, že mezi třemi typy prostředí existují signifikantní rozdíly ( $F = 7,45$ ;  $p = 0,001$ ) v pokryvnosti skal a skeletu. To samé platí i pro jednotlivé pozice na transektu, na kterých byly také prokázány signifikantní rozdíly ( $F = 2,07$ ;  $p = 0,05$ ).

## 4.6 Pokryvnost vybraných druhů



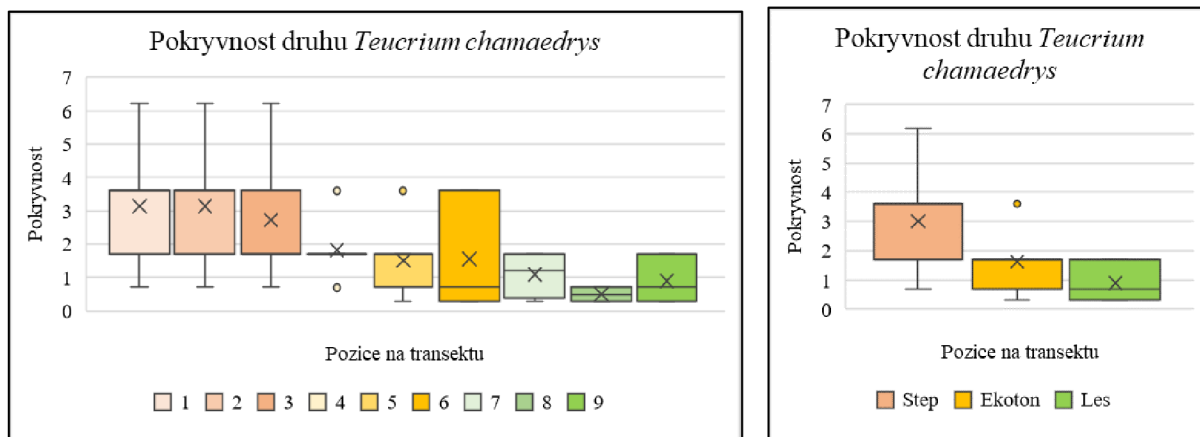
**Obr. 11** Pokryvnost druhu *Galium glaucum* a na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo). Pozn. stupnice pokryvnosti je v odmocněných hodnotách střední hodnoty pokryvnosti pro lepší zobrazení na grafu. Tedy 87,5 % je na grafu 9,35; 62,5 % je 7,9; 37,5 % je 6,12; 15 % je 3,87; 3% jsou 1,73; 0,55 % je 0,74.

Svízel sivý si ve stepním prostředí udržoval relativně vysokou pokryvnost, v prostředí ekotonu však jeho pokryvnost výrazně klesla (Obr. 11). V prostředí lesa byly zaznamenány pouze jednotlivé rostliny. Pokryvnost svízele sivého postupně klesala z maximální pokryvnosti ve stepním prostředí na minimální pokryvnost v lese. Je tedy jasné, že svízel sivý je druh, který je jasným indikátorem suchých stepních trávníků.



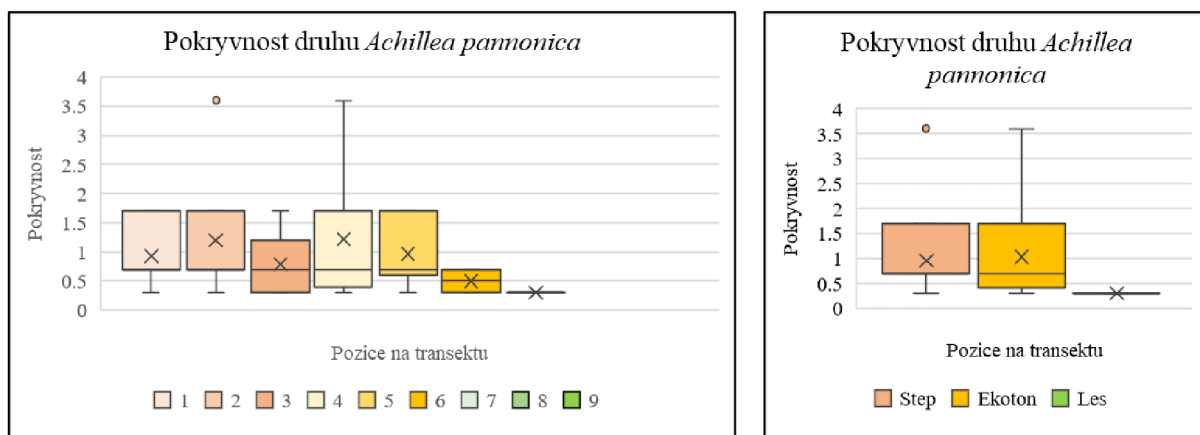
**Obr.12** pokryvnost druhu *Arrhenatherum elatius* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Ovsík vyvýšený se na transektu vyskytoval na všech pozicích a to v relativně vysoké pokryvnosti (Obr. 12). Ve stepním prostředí jeho pokryvnost relativně poklesla směrem do jádra stepi, ale udržela si pokryvnost do 25 %. V prostředí ekotonu je jeho pokryvnost nejvyšší, zde dosáhla až 75 %. Ekoton v NPR Děvín tedy poskytoval ovsíku vyvýšenému optimální podmínky, které se na vysychavém, živinově chudém prostředí stepi a ve stinném lese nevyskytují. Obr. 14 také ukazuje, že pokryvnost na stepi je pořád násobně vyšší než v lese.



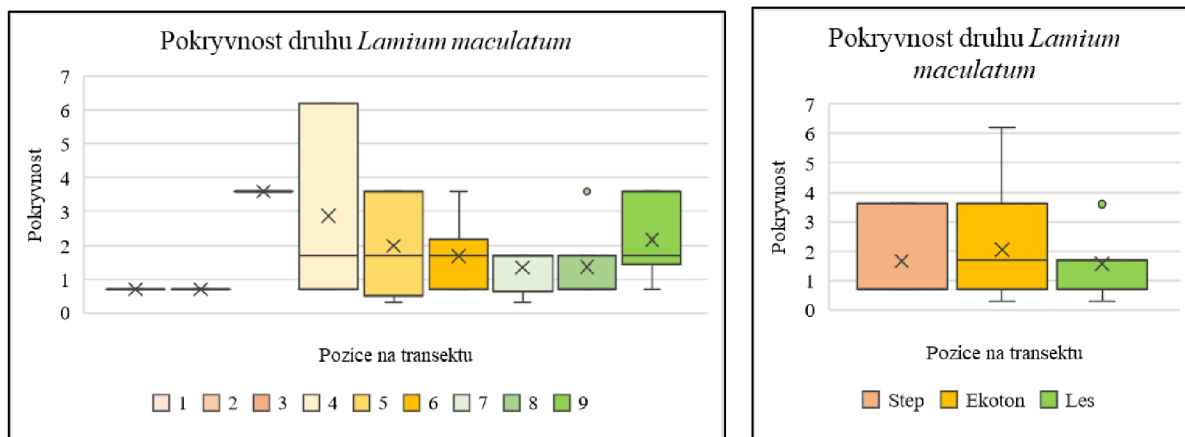
**Obr. 13** Pokryvnost druhu *Teucrium chamaedrys* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Ožanka kalamandra měla na stepi relativně vysokou hodnotu pokryvnosti, na stepních pozicích pokrývala i 75 % rozlohy pozice. Směrem do lesního prostředí však její pokryvnost souvisle poklesla. Na ekotonu dosáhla maximálně 25 % pokryvnosti, v průměru však 5 % pokryvnosti. V lese byli zaznamenáni pouze jednotlivé rostliny, nejvyšší pokryvnost v lesních pozicích byla do 1 % (Obr. 13).



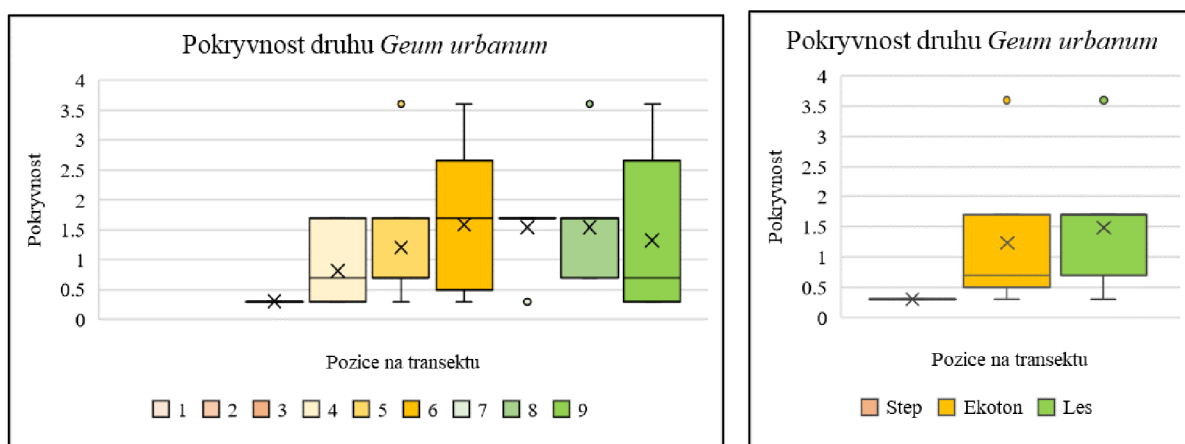
**Obr. 14** Pokryvnost druhu *Achillea pannonica* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Řebříček panonský se na stepních pozicích vyskytoval v průměru kolem 5 % pokryvnosti. Na ekotonu jeho pokryvnost vzrostla a dosáhl zde nejvyšší hodnoty pokryvnosti (Obr. 14). V lese se naopak vyskytoval jen na jedné pozici a to pouze v počtu několika rostlin. Průměrná pokryvnost na stepi a ekotonu kolísala a při přechodu do lesa razantně poklesla.



Obr. 15 Pokryvnost druhu *Lamium maculatum* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

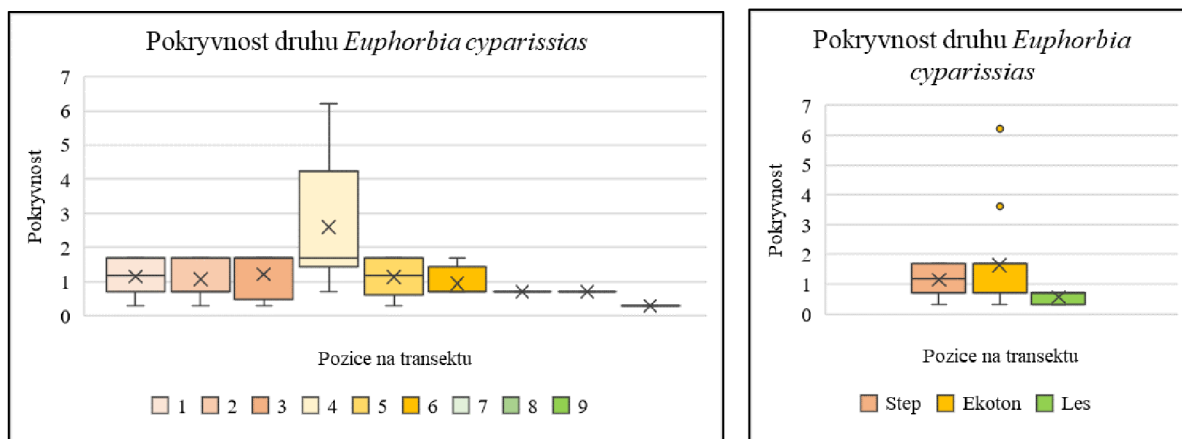
Hluchavka skvrnitá se na stepním prostředí vyskytovala vzácně, pouze jednotlivé rostliny. Na poslední stepní pozici však byla její pokryvnost vyšší oproti ostatním pozicím v prostředí stepi. V prostředí ekotonu měla nejvyšší pokryvnost v první pozici, následně pokryvnost začala klesat. V lesních pozicích byla pokryvnost nižší, s výjimkou poslední pozice, kdy se pokryvnost zvýšila (Obr. 15). Hluchavka skvrnitá měla nejvyšší pokryvnost na ekotonu, v lese byla její pokryvnost nižší, na stepi se vyskytovala vzácně.



Obr. 16 Pokryvnost druhu *Geum urbanum* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

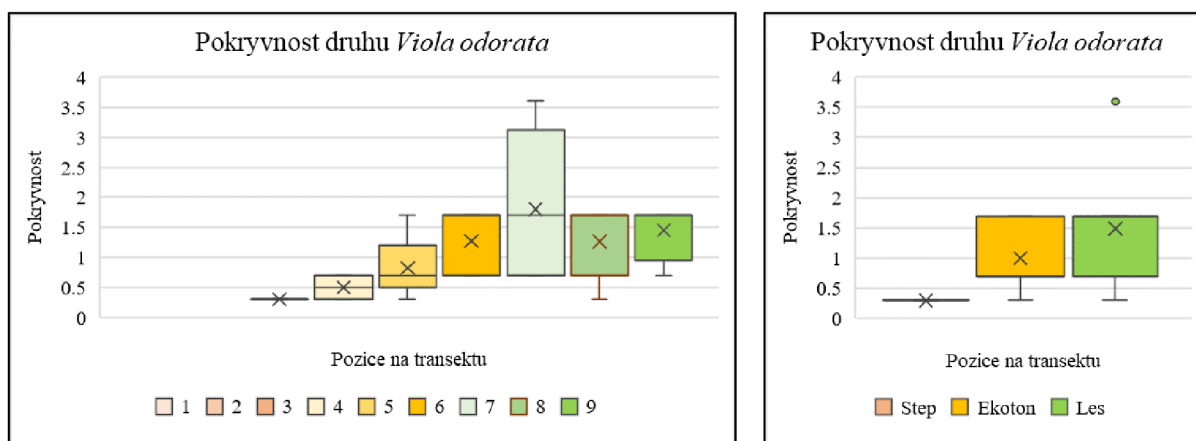
Kuklík městský se v prostředí stepi vyskytoval pouze ojediněle, a to pouze na pozici 3. Jeho pokryvnost začala narůstat v prostředí ekotonu a v lesním prostředí zůstala podobná. Na poslední lesní pozici (pozice 9) došlo k drobnému poklesu v průměrné pokryvnosti, ale celkově se jedná o druh, který má vysokou pokryvnost v ekotonovém i lesním prostředí (Obr. 16). Průměrná pokryvnost kuklíku městského v lese byla vyšší než průměrná pokryvnost na ekotonu.





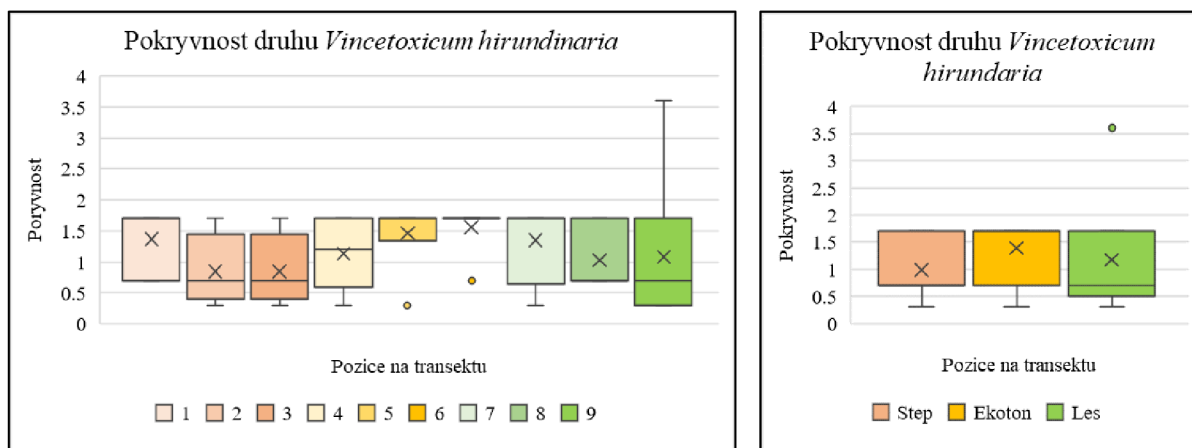
**Obr. 17** Pokryvnost druhu *Euphorbia cyparissias* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Pryšec chvojka se ve stepním prostředí vyskytoval na relativně malé ploše. V prostředí ekotonu na pozici 4 byla jeho pokryvnost nejvyšší oproti ostatním pozicím. V lesním prostředí se vyskytoval pouze sporadicky (Obr. 17). Pryšec chvojka byl na transektech typický druh pro vnější lesní okraje.



**Obr. 18** Pokryvnost druhu *Viola odorata* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

Pokryvnost violky vonné na stepi byla minimální, vyskytovala se zde pouze na pozici 3, a to pouze v rámci jednotlivých rostlin. Na ekotonu její pokryvnost vzrostla, ale nejvyšší pokryvnost byla zaznamenána v lesním prostředí, konkrétně na pozici 7. Ve zbývajících pozicích lesního prostředí její pokryvnost poklesla oproti pozici 7 (Obr. 18). Na transektech se tedy jednalo o druh vnitřních částí lesních okrajů



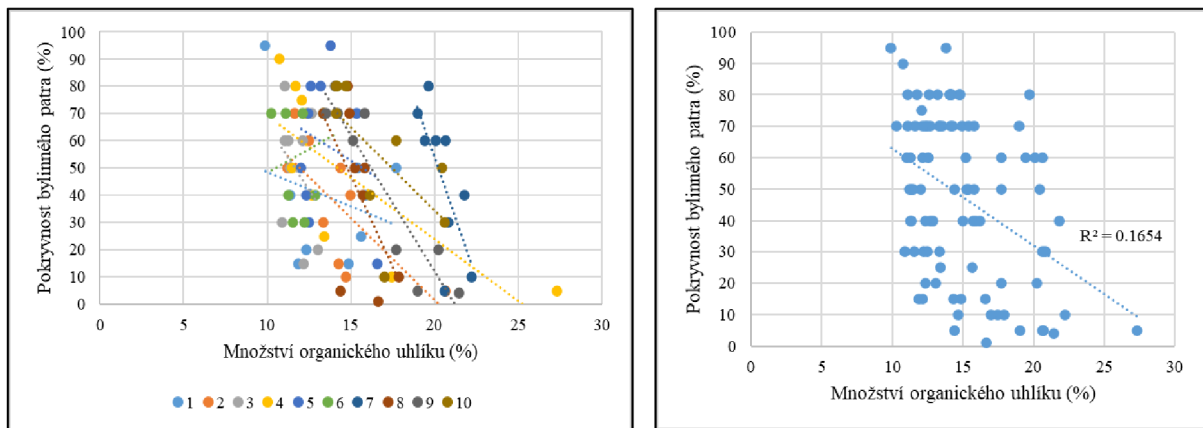
**Obr. 19** Pokryvnost druhu *Vincetoxicum hirundinaria* na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí

Tolita lékařská se vyskytovala ve všech typech prostředí, na každé pozici. Ve všech typech prostředí měla relativně vysokou a stálou pokryvnost. Nejvyšší průměrnou pokryvnost měla v prostředí ekotonu (Obr. 19). Tolita lékařská si na rozdíl od ostatních zmiňovaných druhů udržovala relativně stálou pokryvnost ve všech typech prostředí.

#### 4.7 Vztahy podmínek prostředí a proměnných bylinného patra

Aby bylo zjištěno, jaké podmínky prostředí ovlivňují pokryvnost a diverzitu bylinného patra, tak byly provedeny analýzy korelace s cílem zjištění vztahu vysvětlovaných proměnných (faktorů prostředí) a vysvětlujících proměnných (pokryvnost bylinného patra, diverzita bylinného patra). Každý vztah zmiňovaných proměnných byl také graficky vizualizován. Ze zkoumaných vztahů zde byly zobrazeny pouze následující vztahy: vztah organického uhlíku a pokryvnosti bylinného patra, vztah organického uhlíku a počtu druhů bylinného patra, vztah pokryvnosti stromového patra a počtu druhů bylinného patra a vztah pokryvnosti stromového patra a pokryvnosti bylinného patra. Zbytek zkoumaných vztahů neprokázal dostatečné množství vysvětlené variability a jsou proto zobrazeny v přílohách 6 až 15, také se jedná o faktory prostředí, které nebyly relevantní vzhledem k výsledkům ANOVY či z důvodů daných metodou výzkumu.

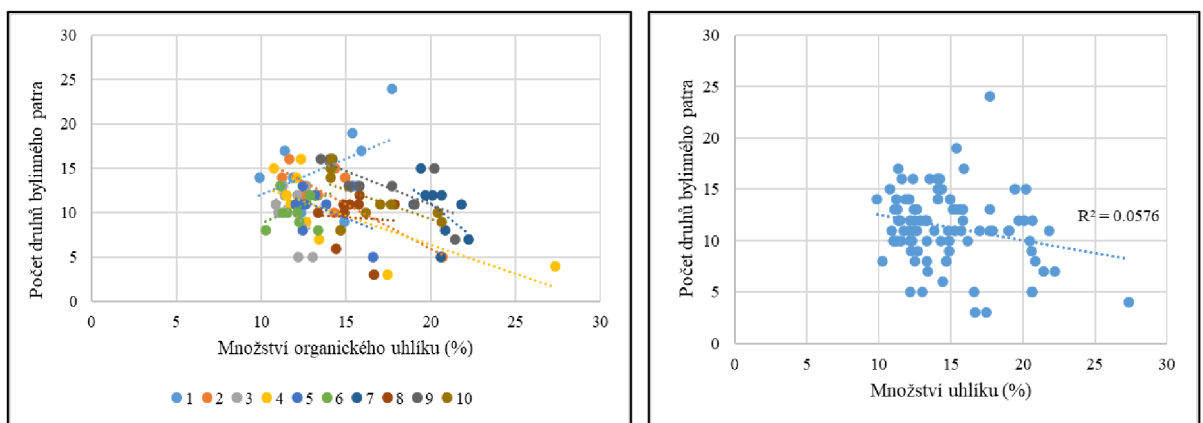
## Vztah organického uhlíku a pokryvnosti bylinného patra



**Obr. 20** Vztah množství org. uhlíku a pokryvnosti bylinného patra vyjádřený na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo). Barevné body na grafu vlevo značí jednotlivé pozice na transektu, barva pak značí příslušnost k transektu. Barevné linie značí trend vývoje vztahu v transektu, barva pak značí příslušnost k transektu.

S rostoucím množstvím organického uhlíku klesala pokryvnost bylinného patra (Obr. 20). Tento trend byl patrný ve všech transektech, kromě transektu číslo 6, kde pokryvnost bylinného patra vzrostla spolu se vzrůstajícím obsahem organického uhlíku. Vztah organického uhlíku a pokryvnosti bylinného patra měl negativní korelaci. Výjimku představuje transekt číslo 6, kde byl trend opačný, s rostoucím množstvím organického uhlíku rostla pokryvnost bylinného patra, nicméně tento trend byl ojedinělý. Množství vysvětlené variability  $R^2$  je 16 %, jak je vidět na Obr. 21.

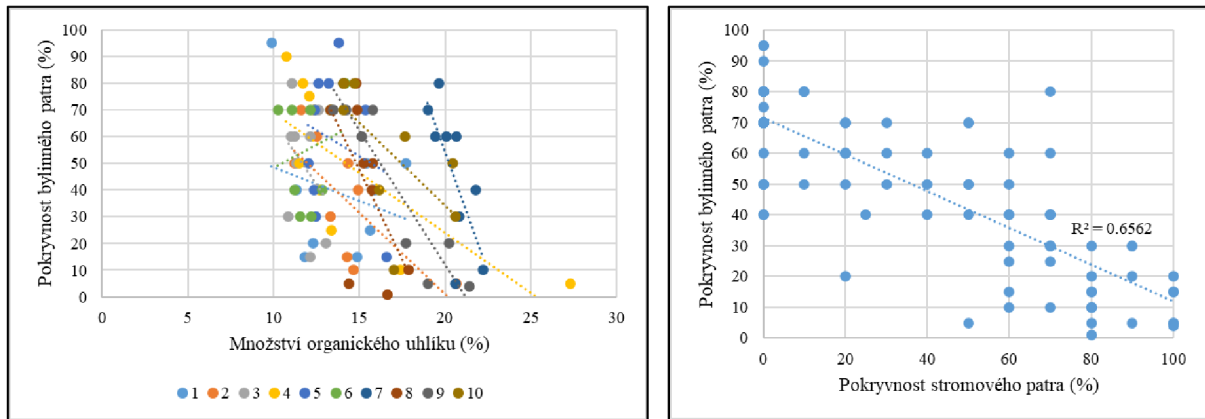
## Vztah množství organického uhlíku a počtu druhů bylinného patra



**Obr. 21** Vztah množství org. uhlíku a počtu druhů bylinného patra vyjádřený na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

S rostoucím množstvím organického uhlíku klesal počet druhů bylinného patra (Obr. 21). Tento trend neplatil pro transektů číslo 1 a 6, kde s rostoucím množstvím organického uhlíku rostl i počet druhů bylinného patra. Množství vysvětlené variability  $R^2$  je 5 % (Obr. 21).

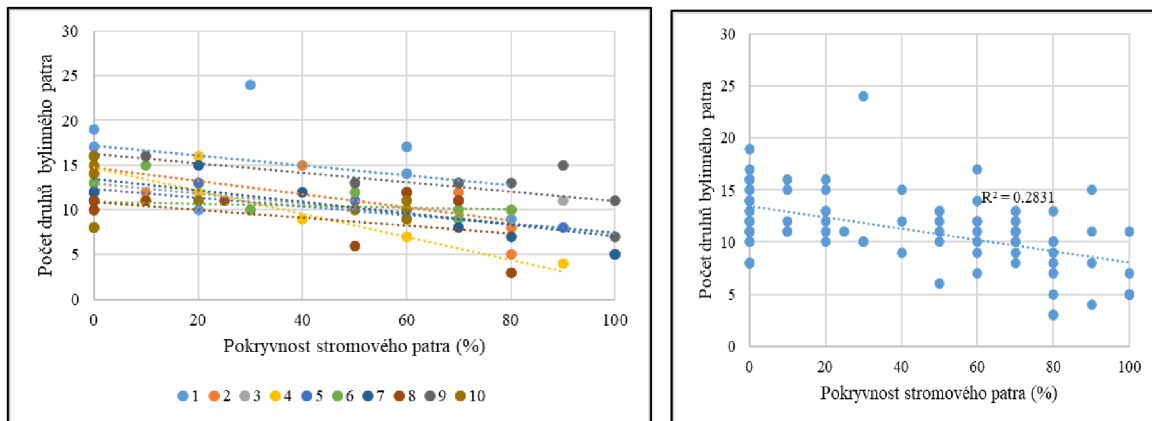
## Vztah pokryvnosti stromového patra a počtu druhů bylinného patra



**Obr. 22** Vztah pokryvnosti stromového patra a počtu druhů bylinného patra vyjádřený na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

S rostoucí pokryvností stromového patra klesal počet druhů bylinného patra (Obr. 23). Tento trend platil pro všechny transektu s výjimkou transektu číslo 6, kdy s rostoucím množstvím organického uhlíku rostl i počet druhů bylinného patra. Množství vysvětlené variability  $R^2$  bylo 65 % (Obr. 22). Ze všech zkoumaných vztahů se jedná o nejlépe pozorovatelný vztah.

## Vztah pokryvnosti stromového patra a pokryvnosti bylinného patra



**Obr. 23** Vztah pokryvnosti stromového patra a pokryvnosti bylinného patra vyjádřený na každé pozici transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).

S rostoucí pokryvností stromového patra klesala pokryvnost bylinného patra (Obr. 24). Tento trend platil pro všechny transektu. Množství vysvětlené variability  $R^2$  je 28 % (Obr. 23).

## 5 Diskuze

Podle očekávání se na ekotonu měnily vlastnosti vegetace i některých zkoumaných podmínek prostředí. Nejvyšší druhová diverzita rostlinného společenstva byla zaznamenána na stepi, směrem do lesa postupně klesala. Stejný trend měla pokryvnost bylinného patra – směrem ze stepi do lesa postupně klesala. Množství organického uhlíku naopak vzrůstalo směrem do lesa. Z hlediska změny pH na lesostepním gradientu nebyly zaznamenány žádné výrazné rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí.

Nejvyšší počet druhů byl zaznamenán v prostředí stepi, v prostředí ekotonu však došlo k poklesu v počtu druhů směrem do prostředí lesa (Obr. 7), kde byl zaznamenán nejnižší počet druhů, tedy zde byla nejnižší druhová diverzita rostlinného společenstva. To lze vysvětlit nedostatkem světla a měnícími se půdními vlastnostmi, což zapříčiňuje úbytek světlomilných druhů rostlin vázaných na prostředí stepi (Vojík a Boublík 2018). Ty v prostředí lesa ubývají také v důsledku nižší teploty a vyšší vlhkosti (Chytrý et al. 2022). Dalším důvodem pro nižší diverzitu lesního prostředí je přítomnost opadanky, která omezuje klíčivost semen a tím pádem částečně zabraňuje šíření rostlin (Loydi et al. 2014). V prostředí ekotonu může být opad ze stromů díky otevřenosti ekotonu částečně odvátný větrem, tudíž zde dochází k menšímu obohacení živinami, než je tomu v lesním prostředí (Chytrý et al. 2022, Erdős et al. 2011), což umožňuje koexistenci některých druhů vyžadující suché prostředí stepi a druhů vyžadující vlhčí a stinnější prostředí lesa. Příkladem zde může být společný výskyt svízele sivého, ožanky kalamandry, řebříčku panonského, hluchavky skvrnité, kuklíku městského a violky vonné v prostředí ekotonu (Obr. 11, 13, 14, 15, 16, 18). Je však nutné připomenout, že druhová diverzita v prostředí ekotonu je výrazně limitována druhovou diverzitou okolních prostředí (Chytrý et al. 2022), což se na zkoumané lokalitě projevuje poklesem diverzity rostlinného společenstva ve směru ze stepního prostředí do lesního.

Pokryvnost bylinného patra (Obr. 8) postupně klesala ve směru ze stepního prostředí do lesního prostředí. Důvodem pro tento stav byly s největší pravděpodobností stejné příčiny jako pro pokles diverzity bylinného patra – jednalo se zejména o zástin od stromů a keřů. Dalším důvodem byla pravděpodobně přítomnost opadanky, jak zmiňuje Loydi et al. (2014). Opadanka totiž představuje mechanickou bariéru, která brání průniku semen, což vede ke snížení klíčivosti a tedy i ke snížení nadzemní biomasy rostlin. Tyto dva faktory tedy mohou částečně vysvětlovat pokles v pokryvnosti bylinného patra ve směru do prostředí lesa. Jak bylo uvedeno výše, v prostředí ekotonu může být opadanka odvátna větrem (Chytrý et al. 2022), což by mělo za následek částečné omezení jejího negativního vlivu na pokryvnost

bylinného patra v prostředí ekotonu. Mezery v opadance, vytvořené jejím odvátím, umožňují udržení určité, byť snížené pokrývnosti bylinného patra (Loydi et al. 2014, Chytrý et al. 2022).

Množství organického uhlíku (Obr. 9) naopak vzrůstalo směrem do lesa, nejmenší podíl organického uhlíku byl zaznamenán na stepi, nejvyšší byl zaznamenán v lese. Vyšší množství organického uhlíku bylo způsobeno opadem ze stromů a keřů, takže s rostoucím korunovým zápojem následně rostlo i množství opadu ze stromů (Loydi et al. 2014, Vojík a Boublík 2018). Billings (2006) uvádí, že koncentrace organického uhlíku v lese je vyšší než na skalních stepích a suchých trávnících, tato koncentrace pak na gradientu klesá.

Jak bylo ve výsledcích (Obr. 22) uvedeno, tak pokrývnost bylinného patra na dané lokalitě klesala s rostoucí pokrývností stromového patra. V důsledku rostoucí pokrývnosti korunového zápoje totiž ubývá v lesním prostředí světla, které se zde pro rostliny stává limitujícím faktorem (Vojík a Boublík 2018). Nedostatek světla v prostředí lesa také způsobuje nízkou pokrývnost nitrofilních druhů rostlin – ty zde nemohou dusík využít a proto mají i tyto druhy rostlin nízkou pokrývnost, i když jim prostředí lesa nabízí dostatek živin potřebných k růstu (Lameire et al. 2000). Naopak na ekotonu mohou mít nitrofilní druhy vhodné podmínky pro jejich vysokou pokrývnost (Erdős et al. 2011), tento stav zde však nenastal s výjimkou vyšší zaznamenané pokrývnosti ovsíku vyvýšeného v prostředí ekotonu, jak je vidět na obr. 12. Lze tedy tvrdit, že vysoce kompetitivní druhy náročné na dusík mohou tedy do omezené míry prosperovat na prostředí ekotonu, čímž se může realizovat negativní ekotonový efekt, jak uvádějí Erdős et al. 2011 a Chytrý et al. 2022. Důvodem, proč se ve zkoumaných transektech nerealizoval negativní ekotonový efekt, také může být nedostatek vlhkosti, kterou většina nitrofilních, kompetičně silnějších druhů vyžaduje (Lameire et al. 2000). V případě všech transektů, které jsou jižně orientovány a nachází se na tenké vrstvě půdy (viz Příloha 1) je voda nedostatkovým zdrojem (Hais et al. 2016), čímž silně limituje růst nitrofilních druhů rostlin, což ve výsledku způsobilo méně výrazný pokles druhové diverzity bylinného patra, než je tomu u ekotonů s dostatkem vody a bohatých na dusík.

Z hlediska vztahu půdního uhlíku a druhové diverzity bylinného patra (Obr. 21) bylo zjištěno, že s rostoucím množstvím organického uhlíku v půdě klesala druhová diverzita bylinného patra. Množství organického uhlíku v půdě však reprezentuje množství organické hmoty v půdě, která je v lese vyšší díky opadu ze stromů (Billings 2006, Loydi et al. 2014). Proto nelze brát množství organického uhlíku v půdě za relevantní ukazatel půdních živin. Pro budoucí analýzu vlivu půdních živin na druhovou diverzitu bylinného patra by tedy bylo dobré provést analýzu množství půdního dusíku.

V případě druhů rostlin, jejichž pokryvnost byla v této práci zkoumána lze tvrdit, že mezi druhy s vysokou pokryvností na stepním prostředí, tedy druhy stepní, patří svízel sivý (*Galium glaucum*), ožanka kalamandra (*Teucrium chamaedrys*) a řebříček panonský (*Achillea pannonica*) (Obr. 11, 13, 14). Ve všech třech případech se jedná o druhy vázané na světlá stanoviště s mělkými vysychavými půdami, s nedostatkem dusíku a fosforu. Tyto druhy jsou také schopny růst v částečném zástínu až do 30 % slunečního záření dopadající na plochu (Pladias 2023a, c, d), což by vysvětlovalo jejich výskyt v prostředí lesa a ekotonu. Řebříček panonský měl dokonce nejvyšší pokryvnost na rozhraní prostředí stepi a ekotonu, konkrétně na ploše 4, jak ukazuje Obr. 14.

Mezi druhy rostlin, které lze označit jako ekotonové, můžeme řadit pryšec chvojku (*Euphorbia cyparissias*) a ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*). Oba druhy se však nevyskytovaly pouze v prostředí ekotonu, vyskytovaly se také v prostředí stepi a lesa, v ekotonu měly ovšem nejvyšší pokryvnost (Obr. 12, 17). V případě ovsíku vyvýšeného, který představuje konstantní dominantu na mezofilních ovsíkových loukách (Pladias 2023b) lze tvrdit, že se jednalo o takzvaný lokální ekotonový druh, jak uvádí Erdős et al. 2013. Prostředí ekotonu poskytuje ovsíku vyvýšenému vhodné podmínky k růstu, které prostředí stepi a lesa nenabízí v tak dobré míře. Důvodem pro to může být i kumulace živin (dusíku a fosforu) na ekotonu, která právě podporuje jeho růst, což může mít za následek nižší druhovou diverzitu ekotonu, jelikož ovsík vyvýšený je schopen vytlačit většinu druhů rostlin (Erdős et al. 2011). Dalším faktorem, pomocí kterého můžeme vysvětlit vyšší pokryvnost ovsíku vyvýšeného, je spad atmosférického dusíku (Chytrý et al. 2022), který v kombinaci s vyšší úživností ekotonu (Loydi et al. 2014) může růst ovsíku ještě více podpořit a tím pádem snížit druhovou diverzitu ekotonu. Pryšec chvojka také dokáže tolerovat široké rozpětí teplotních podmínek a dokáže růst na mělkých půdách, nicméně roste jen velmi vzácně na místech, kde dopadá méně než 40 % slunečního záření na plochu (Pladias 2023g). To by vysvětlovalo jeho vysokou pokryvnost v prostředí ekotonu a sporadický výskyt v lese, jak je vidět na Obr. 17.

Mezi druhy rostlin, které lze označit jako druhy lesní, patří hluchavka skvrnitá (*Lamium maculatum*), kuklík městský (*Geum urbanum*) a violka vonná (*Viola odorata*). Tyto druhy však neměly pokryvnost nejvyšší v prostředí lesa, nýbrž na ekotonu. Jedná se o druhy, které rostou na polostinných stanovištích, do 10 % slunečního záření dopadajícího na plochu. Vyžadují živinově bohatší, vlhčí, nevysychavé půdy (Pladias 2023e, f, h). Ačkoliv v prostředí lesa byla jejich pokryvnost nižší než v prostředí ekotonu, tak se zde tyto druhy stále vyskytovaly a měly i relativně vysokou pokryvnost (Obr. 15, 16, 18). Lze tedy spekulovat

o tom, že zmiňovaným druhům lesního prostředí vyhovuje vyšší osvětlení v prostředí ekotonu (Loydi et al. 2014, Vojík a Boublík 2018). V případě violky vonné můžeme dokonce tvrdit, že na zkoumaných plochách se jedná o takzvaný druh vnitřních okrajů – její pokryvnost se kumuluje na pozici 7 v lese, která bezprostředně sousedí s prostředím ekotonu. Posledním druhem, na němž byla zkoumána jeho pokryvnost ve vztahu k prostředí je tolika lékařská (*Vincetoxicum hirundaria*). Její pokryvnost byla nejvyšší v prostředí ekotonu, nicméně v okolních typech prostředí měla pokryvnost stále vysokou. V případě toličky lékařské (obr. 19) se totiž jedná o generalistu, jelikož se vyskytuje ve všech zmiňovaných typech prostředí, ale nejčastěji na místech s 20 % slunečního záření dopadajícího na plochu, na sušších půdách (Pladias 2023i). Prostředí ekotonu jí tedy poskytuje nejlepší podmínky, což dokládá její vysoká pokryvnost. Prostředí ekotonu tak může poskytovat vhodné podmínky pro růst světlomilných druhů rostlin, které dříve rostly ve světlých lesích, a zároveň může poskytovat vhodné prostředí pro růst rostlin, které jsou vázány na prostředí lesa (Miklín a Čížek 2014, Vojík a Boublík 2018).

Z hlediska půdní reakce nebyla mezi prostředím lesa a stepi zaznamenána výraznější změna, která by indikovala trend ve změně pH na lesostepním gradientu, což se liší od očekávání, která předpokládala, že v důsledku opadu dochází v lese k acidifikaci půdy (Billings 2006, Loydi et al. 2014). Důvodem proč se pH ve zkoumaných lokalitách na lesostepním gradientu neměnilo, může být fakt, že obě zmiňovaná prostředí – prostředí stepi a lesa v NPR Děvín se nachází na vápenci (Dedek et al. 2020), zatímco lokalita, kterou studovali Loydi et al. (2014), se nachází na kyselém podloží.

Oproti očekávání také nebyly zaznamenány změny v hloubce půdy (Příloha 1). Předpokladem bylo, že na v prostředí skalní stepi bude půda mělká, naopak v prostředí lesa bude půda hlubší (Illyés a Bölöni 2007, Hais et al. 2016). Možným vysvětlením zde může být skutečnost, že les na transektech se nachází na mělkém podloží (Dedek et al. 2020).

Pokryvnost keřového patra (Příloha 2) zaznamenala nárůst na ekotonu a v lese, což odpovídá předpokládaným výsledkům. Nárůst pokryvnosti keřového patra na ekotonu a v lese uvádí například Luczaj a Sudowska (1997) nebo Erdős et al. (2011). Vzhledem k tomu, že byly cíleně vybírány lokality bez keřového zápoje, tak nelze údaje o pokryvnosti keřového patra brát za relevantní.

Pokryvnost mechového patra (Příloha 3) naznačovala určitý nárůst na ekotonu a pokles v lese a na stepi, avšak při statistické analýze nebyly zaznamenány rozdíly mezi jednotlivými typy prostředí. Luczaj a Sudowska (1997) však uvádí, že mechové patro mělo na ekotonu nejvyšší pokryvnost a druhovou diverzitu.



Podíl skal a skeletu (Příloha 4) byl větší v prostředí lesa než v prostředí stepi. Nelze to ovšem považovat za relevantní výsledek, jelikož se předpokládá, že v prostředí stepi jsou skelet a skalní výstupy zčásti pokryty bylinnou vegetací (Illyés a Bölöni 2007, Erdős et al. 2011), naopak v prostředí lesa, kde je pokryvnost bylinného patra limitována nedostatkem světla se předpokládá, že skály a skelet budou odhaleny, protože je nebude pokrývat bylinné patro.

## 6 Závěr

Podle očekávání došlo na ekotonu ke změně diverzity a pokryvnosti rostlinného společenstva a zároveň ke změně některých podmínek prostředí. Druhová bohatost a pokryvnost bylinného patra na lesostepním gradientu byla nejvyšší na stepi a směrem do lesního prostředí soustavně klesala, až zde dosáhla svého minima.

Oproti očekáváním však nelze tvrdit, že došlo k úplné realizaci pozitivního okrajového efektu přímo v prostředí ekotonu. Nejvyšší druhová diverzita byla zaznamenána ve stepním prostředí, na ploše, která ovšem sousedila s prostředím ekotonu. U podmínek prostředí se na lesostepním gradientu změnilo pouze množství organického uhlíku, které klesalo z prostředí lesa do stepi, a pokryvnost stromového patra. U ostatních sledovaných podmínek prostředí (pokryvnost mechového patra, podíl skal a skeletu, hloubka půdy a pH půdy) nebyla prokázána změna hodnot na lesostepním gradientu.

Na ekotonu nebyly zaznamenány druhy, které by na něj byly striktně vázány, nicméně druhy jako ovsík vyvýšený, pryšec chvojka a tolita lékařská měly nejvyšší zaznamenanou pokryvnost právě na ekotonu. Jednalo se o druhy, které jsou schopné tolerovat širší rozpětí světelných a půdních podmínek. Druhy skalní stepi a listnatého lesa se na ekotonu potkávaly, ale jejich pokryvnost zde byla nižší, než v jejich optimálních prostředích. U lesních druhů však byla nejvyšší pokryvnost buď v prostředí ekotonu, nebo na rozhraní prostředí lesa a ekotonu.

Hlavním faktorem, který určuje diverzitu rostlinného společenstva a pokryvnost bylinného patra je množství světla, dané pokryvností stromového patra. Naopak množství organického uhlíku, hloubka půdy, půdní reakce, pokryvnost keřového a mechového patra neměly na sledované proměnné rostlinného společenstva výrazný vliv.

Lze tedy říci, že vlastnosti rostlinného společenstva na ekotonu lesostepi závisí na pokryvnosti stromového patra a asociovaných podmínkách prostředí. Kvůli výraznému rozdílu v diverzitě bylinného patra prostředí stepi a lesa nebyl zaznamenán výrazný pozitivní okrajový efekt na ekotonu, nicméně byl zaznamenán na vnitřním okraji stepi. Lesostepní ekotony i přes absenci výrazného pozitivního okrajového efektu představují významný prvek, který výrazně ovlivňuje lokální biodiverzitu a zaslouží si proto patřičnou ochranu, management a další výzkum.

## 7 Literatura

- Bennie J, Huntley B, Wiltshire A, Hill MO, Baxter R. 2008. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modeling*. 216: 47-59.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.010>
- Billings SA. 2006. Soil organic matter dynamics and land use change at a grassland/forest ecotone. *Soil Biology and Biochemistry*. 38: 2934–2943.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.05.004>
- Buček A, Lacina J, Laštůvka Z. 2006. Panonské stepní trávníky na Moravě. Brno. *Veronica*. 17: 1-54.
- Dedek P, Foltýn F, Hustáková K, Kmet J, Matuška J, Rabušicová L, Riedl V, Sajfrt V 2020. Plán péče o Národní přírodní rezervaci Děvín [Internet]. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Regionální pracoviště Jižní Morava. Dostupný z: [https://drusop.nature.cz/ost/chrobjekty/zchru/index.php?SHOW\\_ONE=1&ID=75](https://drusop.nature.cz/ost/chrobjekty/zchru/index.php?SHOW_ONE=1&ID=75)
- Divíšek J, Večeřa M, Welk E, Danihelka J, Chytrý K, Douda J, Chytrý M, 2022. Origin of the central European steppe flora: insights from palaeodistribution modelling and migration simulations. *Ecography* 12: 1-17.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/ecog.06293>
- Erdős L, Ambarli D, Anenkhonov OA, Bátori Z, Cserhalmi D, Kiss M, Kröel-Dulay G, Liu H, Magnes M, Molnár Z, Naqinezhad A, Semenishchenkov YA, Tölgyesi C, Török P. 2019. Where forests meet grasslands: Forest-steppes in Eurasia. *Palaeoartctic Grasslands*. 40: 22–26. Dostupný z: <http://dx.doi.org/10.21570/EDGG.PG.40.22-26>

- Erdős L, Ambarli D, Anenkhonov OA, Bátori Z, Cserhalmi D, Kiss M, Kröel-Dulay G, Liu H, Magnes M, Molnár Z, Naqinezhad A, Semenishchenkov YA, Tölgyesi C, Török P. 2018. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science* 21: 345–362.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/avsc.12382>
- Erdős L, Gallé R, Bátori Z, Papp M, Körmöczi L. 2011. Properties of shrubforest edges: a case study from South Hungary. *Central European Journal of Biology*. 6: 639-658.  
Dostupný z: <http://dx.doi.org/10.2478/s11535-011-0041-9>
- Erdős L, Gallé R, Körmöczi L, Bátori Z. 2013. Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology*. 14: 45-58.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1556/comec.14.2013.1.6>
- Erdős L, Krstonošić D, Kiss J, Bátori Z, Tölgyesi C, Škvorc Ž. 2019. Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest-grassland mosaic. *Plant Ecology*. 220: 279-292. Dostupný z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11258-019-00913-4>
- Erdős L, Török P, Szitár K, Bátori Z, Tölgyesi C, Kiss PJ, Bede-Fazekas Á, Kröel-Dulay G. 2020. Beyond the forest-grassland dichotomy: the gradient-like organization of habitats in forest-steppes. *Frontiers in Plant Science*. 11: 1-10.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00236>
- Erdős L, Török P, Veldman JW, Bátori Z, Bede-Fazekas A, Magnes M, Kröel-Dulay G, Tölgyesi C. 2022. How climate, topography, soils, herbivores, and fire control forest–grassland coexistence in the Eurasian forest-steppe. *Biological Reviews*. 97: 2195–2208. Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/brv.12889>
- Feurdean A, Marinova E, Nielsen AB, Liakka J, Veres D, Hutchinson SM, Braun M, Gabor AT, Astalos C, Mosburger V, Hickler T. 2015. Origin of the forest steppe and exceptional grassland diversity in Transylvania (central-eastern Europe). *Journal of Biogeography*. 42: 951–963. Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/jbi.12468>

- Fischer F, Chytrý K, Těšitel J, Danihelka J, Chytrý M. 2020. Weather fluctuations drive short-term dynamics and long-term stability in plant communities: A 25-year study in a Central European dry grassland. *Journal of Vegetation Science*. 31: 711–721.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/jvs.12895>
- Hais M, Chytrý M, Horsák M. 2016. Exposure-related forest-steppe: A diverse landscape type determined by topography and climate. *Journal of Arid Environments*. 135: 75-84.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.08.011>
- Chytrý K, Prokešová H, Duchoň M, Klinkovská K, Novák P, Chytrý M, Divíšek J. 2022. Ecotones in Central European forest–steppe: Edge effect occurs on hard rocks but not on loess. *Journal of Vegetation Science*. 33(5): 1-10.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/jvs.13149>
- Chytrý K, Willner W, Chytrý M, Divíšek J, Dullinger S. 2022. Central European forest – steppe: An ecosystem shaped by climate, topography and disturbances. *Journal of Biogeography*. 49(6): 1006-1020. Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/jbi.14364>
- Chytrý M, Kučera T, Kočí M, Šumberová K, Sádlo J, Neuhäuslová Z, Hájek M, Rybníček K, Krahulec F, Kučerová A, Kolbek J, Husák Š, Roth P. 2001. Katalog biotopů České republiky. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Chytrý M. 2012. Vegetation of the Czech Republic: diversity, ecology, history and dynamics. *Preslia*. 84: 427–504. Dostupný z: <https://www.preslia.cz/P123Chytry.pdf>
- Illyés E, Bölöni J. (2007). Slope steppes, loess steppes and forest steppe meadows in Hungary. Budapest. MTA ÖBKI. 236 s.
- Jongepierová I. 2008. Louky Bílých Karpat. Veselí nad Moravou. ZO ČSOP Bílé Karpaty. 461 s.
- Kaplan Z. 2021. Klíč ke květeně České republiky. Praha. Academia. 1168 s.

- Lameire S, Hermy M, Honnay O. 2000. Two decades of change in the ground vegetation of a mixed deciduous forest in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*. 11: 695-704. Dostupný z: <http://dx.doi.org/10.2307/3236576>
- Loydi A, Lohse K, Otte A, Donath TW, Eckstein RL. 2014. Distribution and effects of tree leaf litter on vegetation composition and biomass in a forest–grassland ecotone. *Journal of Plant Ecology* 7: 264-257. Dostupný z: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt027>
- Ložek V. 2007. Zrcadlo minulosti: Česká a Slovenská krajina v kvartéru. Praha, Dokořán. 198 s.
- Luczaj L, Sadowska B. 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica*. 32: 343-353.  
Dostupný z: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02821940>
- Maygari EK, Chapman JC, Passmore DG, Allen JRM, Huntley JP, Huntley B. 2010. Holocene persistence of wooded steppe in the Great Hungarian plain. *Journal of Biogeography*. 37: 915-935.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02261.x>
- Miklín J, Čížek L. 2014. Erasing a European biodiversity hot-spot: Open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, succession, and logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation*. 22: 35-41.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.08.002>
- Miklín J, Smolková V. 2011. Land use/land cover changes of the Pálava PLA and the proposed Soutok PLA (Czech Republic) in 1841-2006. *Moravian Geographical Reports*. 19: 15-28. Dostupný z: <http://geo.janmiklin.cz/land-useland-cover-changes-of-the-palava-pla-and-proposed-soutok-pla-in-the-years-1841-2006/>

- Müllerová J, Hédl R, Szabó P. 2015. Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. *Forest Ecology and Management*. 343: 88-100.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.003>
- Pladias. 2023a. *Galium glaucum* – svízel sivý. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023]. Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Galium%20glaucum>
- Pladias. 2023b. *Arrhenatherum elatius* – ovsík vyvýšený. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Arrhenatherum%20elatius>
- Pladias. 2023c. *Teucrium chamaedrys* – ožanka kalamandra. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Teucrium%20chamaedrys>
- Pladias. 2023d. *Achillea pannonica* – řebříček panonský. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Achillea%20pannonica>
- Pladias. 2023e. *Lamium maculatum* – hluchavka nachová. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Lamium%20maculatum>
- Pladias. 2023f. *Geum urbanum* – kuklík městský. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Geum%20urbanum>
- Pladias. 2023g. *Euphorbia cyparissias* – pryšec chvojka. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Euphorbia%20cyparissias>
- Pladias. 2023h. *Viola odorata* – violka vonná. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Viola%20odorata>
- Pladias. 2023i. *Vincetoxicum hirundinaria* – tolita lékařská. [Internet]. [cit. 10. 4. 2023].  
Dostupný z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Vincetoxicum%20hirundinaria>

- Pokorný P, Chytrý M, Juříčková L, Sádlo J, Novák J, Ložek V. 2015. Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? *The Holocene*. 25: 1-11.  
Dostupný z: <https://doi.org/10.1177/0959683614566218>
- Sucháčková-Bartoňová A, Faltýnek Fric Z, Marešová J, Konvička M. 2020. Velcí býložravci a změny klimatu II. *Vesmír*. 99: 154-155.
- Sümeği P, Persaits, G, Gulyás S. 2013. Woodland-grassland ecotonal shifts in environmental mosaics: lessons learnt from the environmental history of the Carpathian basin (Central Europe) during the Holocene and the last Ice age based on investigation of paleobotanical and mollusk remains. *Ecotones between forest and grassland*. 17-57.  
Dostupný z: [http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0\\_2](http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0_2)
- Vera F. 2000. *Grazing ecology and forest history*. Wallingford, New York, CABI Publishing. 506 s.
- Vojík M, Boublík K. 2018. Fear of the dark: decline in plant diversity and invasion of alien species due to increased tree canopy density and eutrophication in lowland woodlands. *Plant Ecology*. 219: 749–758.  
Dostupný z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11258-018-0831-5>
- Zbiral J, Čižmarová E, Obdržálková E, Rychlý M, Vilamová V, Srnková J, Žalmanová A. 2016. *Analýza půd I: Jednotné pracovní postupy*. Brno. Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. 197 s.
- Zólyomi B, Fekete G. 1994. The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica*. 18: 29-41.



## Mapové podklady:

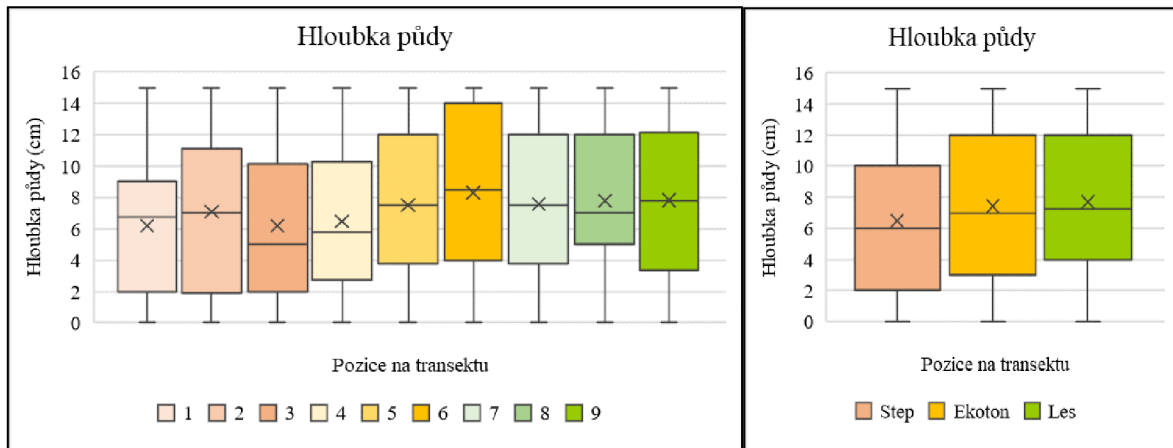
ČÚZK. 2023a. Prohlížečící služba WMS – Ortofoto. [digitální ortofoto] [online]. [cit. 10. 4. 2023]. Dostupný z:

[https://geoportal.cuzk.cz/\(S\(xtzhim5m3cgbcuxyixwnifmg\)\)/Default.aspx?mode=TextMeta&side=wms.verejne&metadataID=CZ-CUZK-WMS-ORTOFOTO-P&metadataXSL=metadata.sluzba&head\\_tab=sekce-03-gp&menu=3121](https://geoportal.cuzk.cz/(S(xtzhim5m3cgbcuxyixwnifmg))/Default.aspx?mode=TextMeta&side=wms.verejne&metadataID=CZ-CUZK-WMS-ORTOFOTO-P&metadataXSL=metadata.sluzba&head_tab=sekce-03-gp&menu=3121)

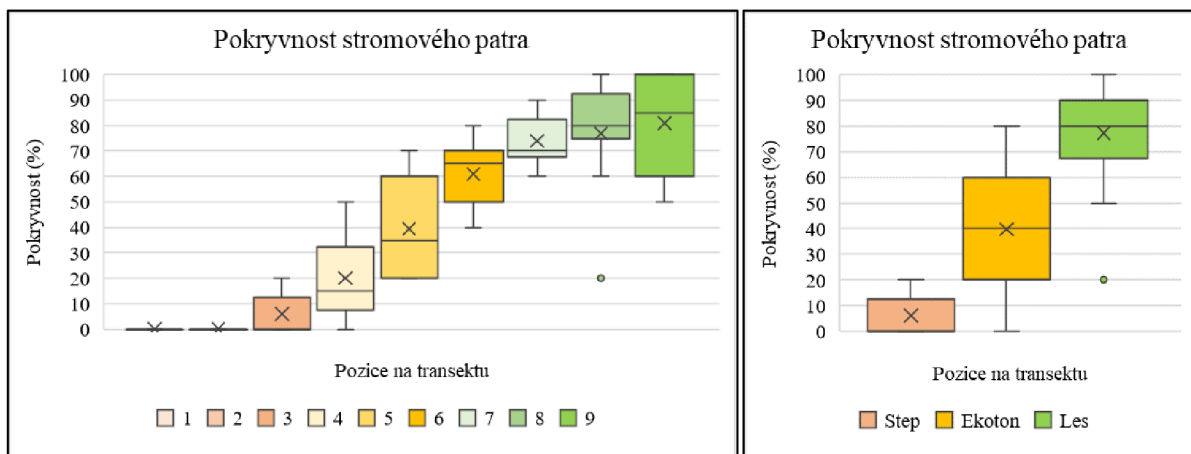
ČÚZK. 2023b. Prohlížečící služba WMS - ZTM 25. [digitální mapa] [online]. [cit. 10. 4. 2023]. Dostupný z:

[https://geoportal.cuzk.cz/\(S\(xtzhim5m3cgbcuxyixwnifmg\)\)/Default.aspx?mode=TextMeta&side=wms.verejne&metadataID=CZ-CUZK-WMS-ZTM25&metadataXSL=metadata.sluzba&head\\_tab=sekce-03-gp&menu=3116](https://geoportal.cuzk.cz/(S(xtzhim5m3cgbcuxyixwnifmg))/Default.aspx?mode=TextMeta&side=wms.verejne&metadataID=CZ-CUZK-WMS-ZTM25&metadataXSL=metadata.sluzba&head_tab=sekce-03-gp&menu=3116)

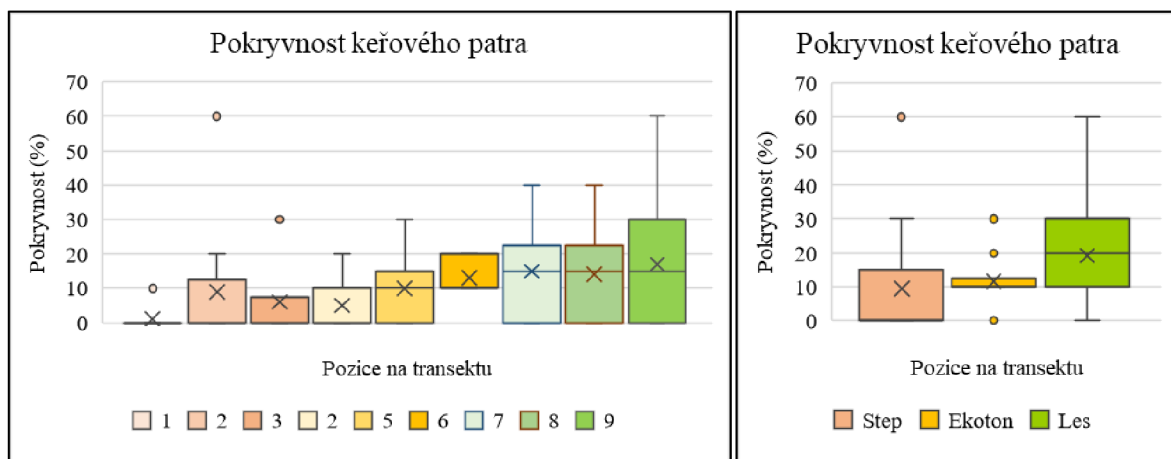
## 8 Přílohy



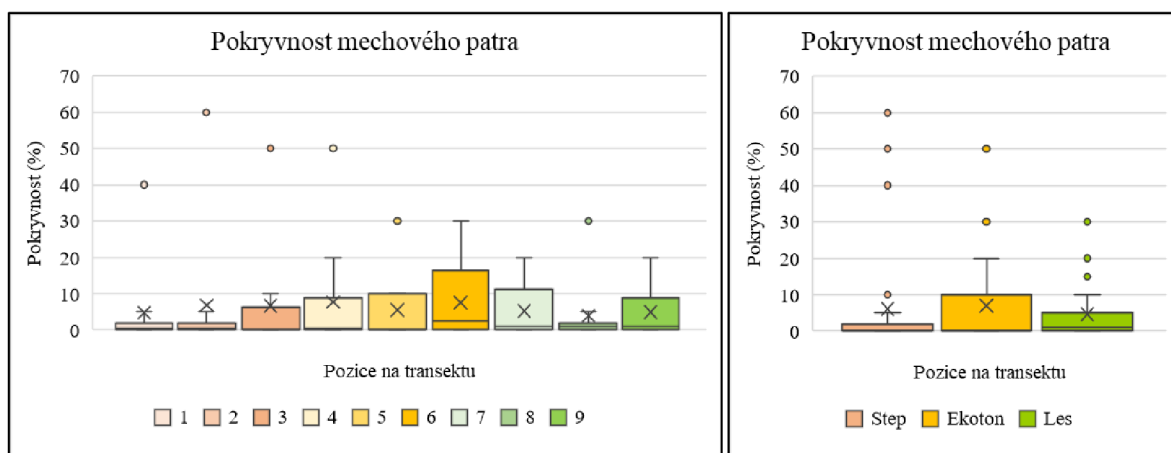
**Příloha 1** Hloubka půdy na každé pozici na transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo), kde každé sdružuje tři pozice na transektu (vpravo). V každém dílčím grafu je medián znázorněn pomocí křížku, průměr vodorovnou linií, mezikvartilové rozpětí pomocí boxů, vousy značí minimální a maximální hodnoty mimo odlehlých, vyznačených kroužky. Každý boxplot na grafu vpravo je složen z 9 hodnot, každý boxplot na grafu vlevo je složený z 27 hodnot



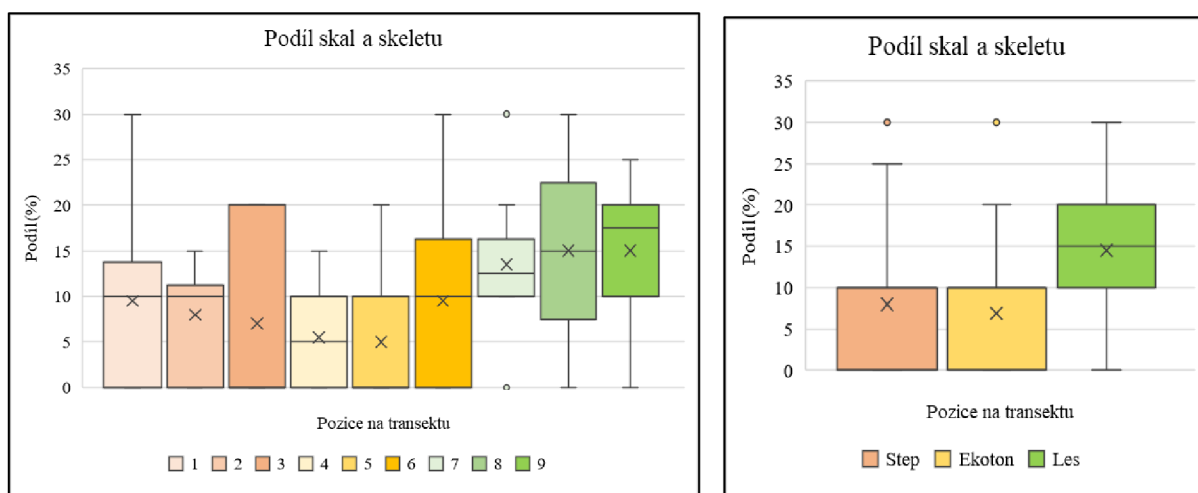
**Příloha 2** Pokryvnost stromového patra na každé pozici na transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).



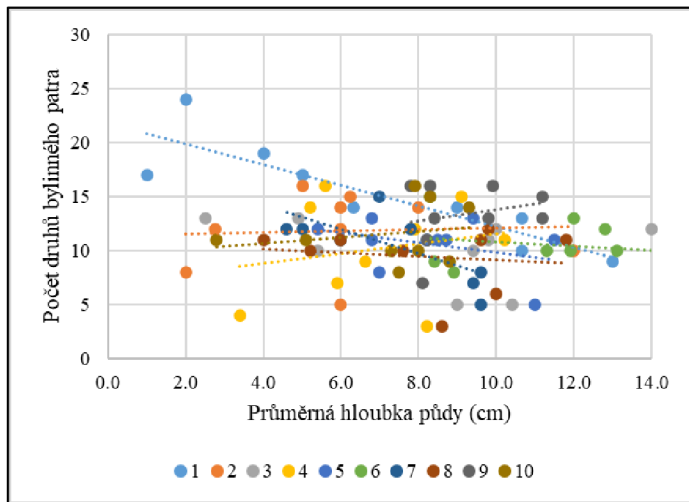
**Příloha 3** Pokryvnost keřového patra na každé pozici na transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).



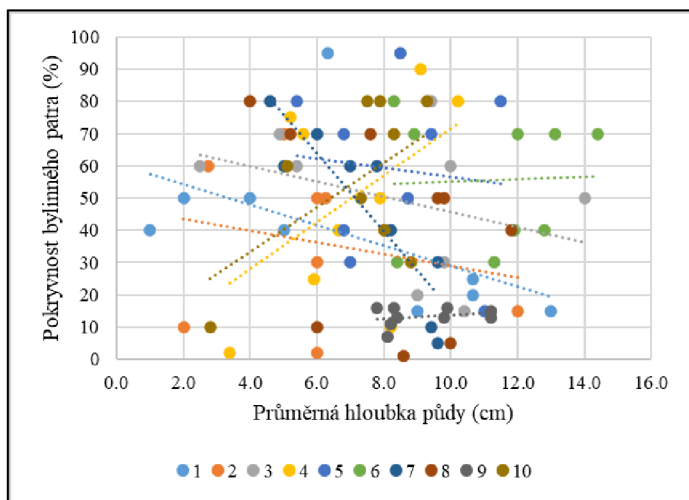
**Příloha 4** Pokryvnost mechového patra na každé pozici na transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).



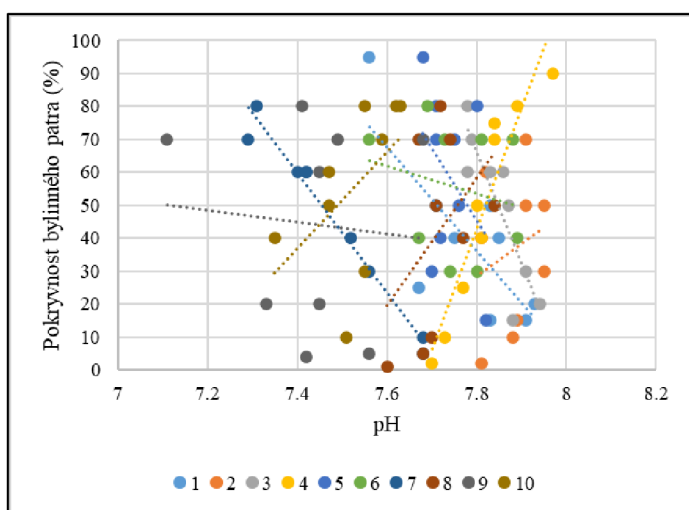
**Příloha 5** Podíl skal a skeletu na každé pozici na transektu (vlevo) a ve třech typech prostředí (vpravo).



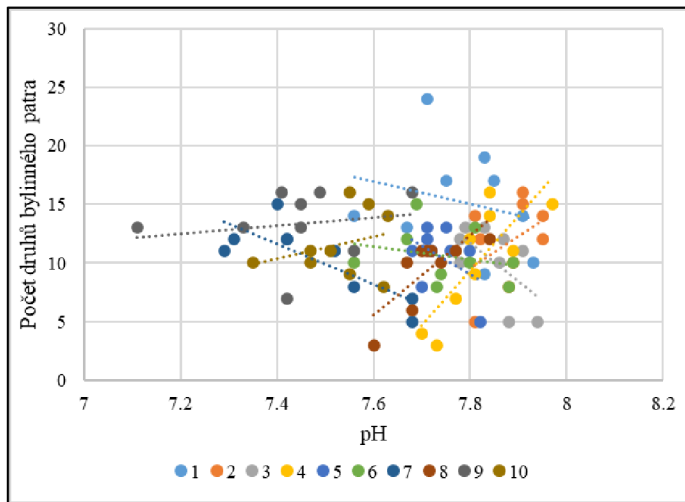
**Příloha 6** Vztah průměrné hloubky půdy a počtu druhů bylinného patra. Barevné body na grafu vlevo značí jednotlivé pozice na transektu, barva pak značí příslušnost k transektu. Barevné linie značí trend vývoje vztahu v transektu, barva pak značí příslušnost k transektu.



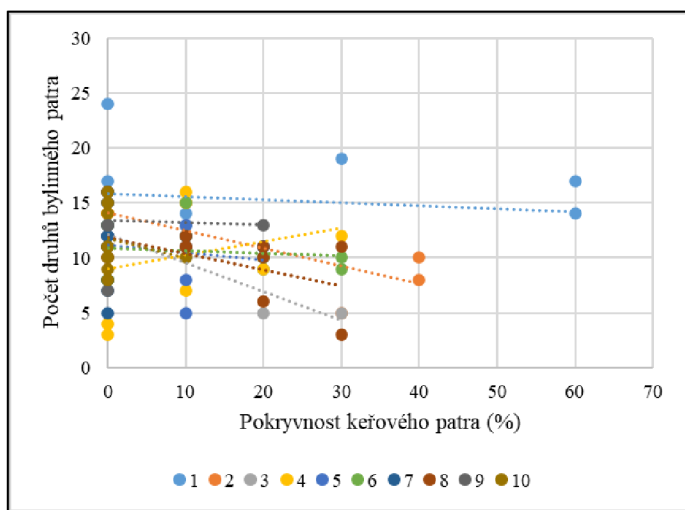
**Příloha 7** Vztah průměrné hloubky půdy a pokryvnosti bylinného patra



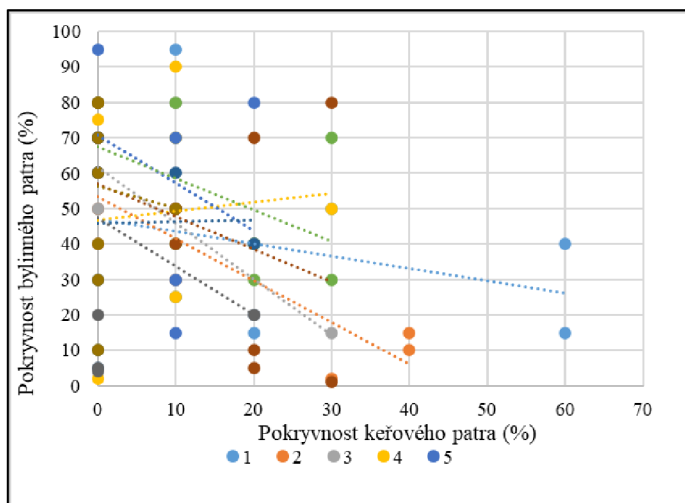
**Příloha 8** Vztah půdní reakce a pokryvnosti bylinného patra



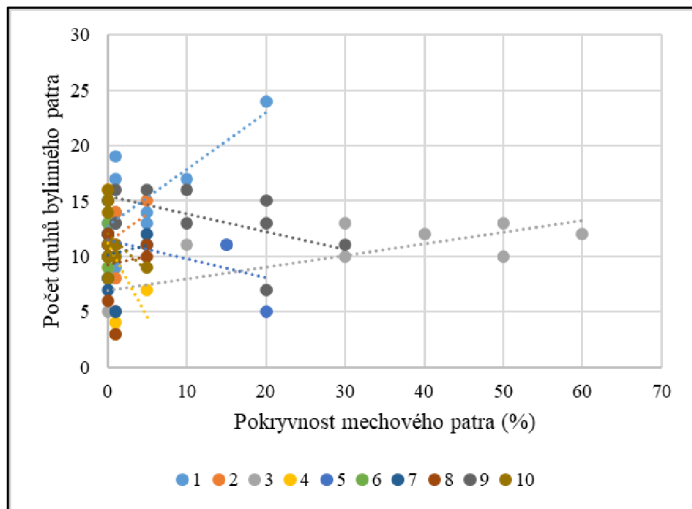
**Příloha 9** Vztah půdní reakce a počtu druhů bylinného patra



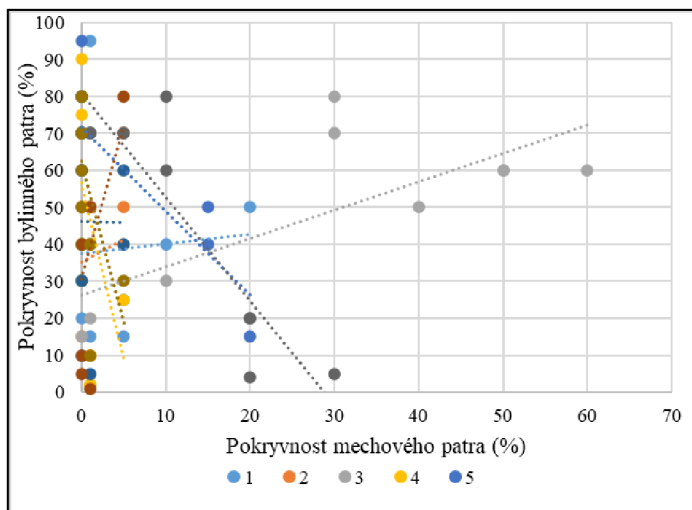
**Příloha 10** Vztah pokryvnosti keřového patra a počtu druhů bylinného patra



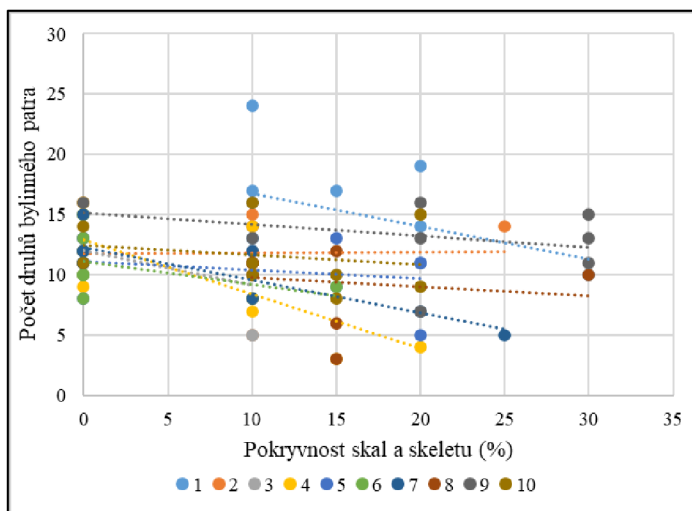
**Příloha 11** Vztah pokryvnosti keřového patra a pokryvnosti bylinného patra



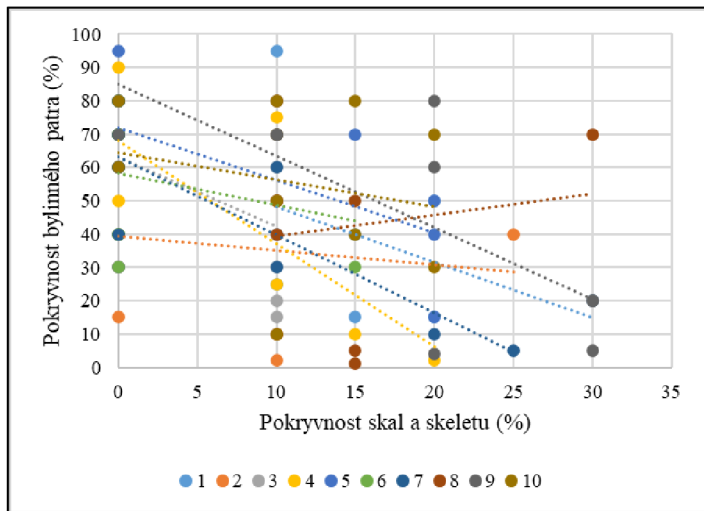
**Příloha 12** Vztah pokryvnosti mechového patra a počtu druhů bylinného patra



**Příloha 13** Vztah pokryvnosti mechového patra a pokryvnosti bylinného patra



**Příloha 14** Vztah pokryvnosti skal a skeletu a počtu druhů bylinného patra



**Příloha 15** Vztah pokryvnosti skal a skeletu a pokryvnosti bylinného patra