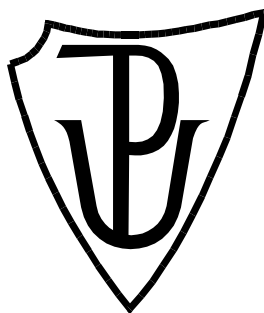


UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Půdní semenná banka jako skrytá součást lesního
rostlinného společenstva a její reakce na prosvětlení
stromového nadrostu**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Autor:	Bc. Marika Kobzová
Studijní program:	1501T Biologie
Studijní obor:	Botanika
Forma studia:	Prezenční
Vedoucí práce:	Mgr. MgA. Radim Hédl, Ph.D.
Místo odevzdání:	Olomouc
Rok:	2020

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním diplomové práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byla jsem seznámena/a s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne 26.07. 2020

..... *podpis*

Poděkování

Mé poděkování patří panu Mgr. MgA. Radimovi Hédlovi, Ph. D. za odborné vedení práce, cenné rady, a především za trpělivost. Také bych tímto ráda poděkovala všem, kteří mi pomáhali s péčí o vzorky ve skleníku, bez jejich spolupráce by se má práce neobešla.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora:	Bc. Marika Kobzová
Název práce:	Půdní semenná banka jako skrytá součást lesního rostlinného společenstva a její reakce na prosvětlení stromového nadrostu
Typ práce:	Diplomová
Pracoviště:	Katedra botaniky
Vedoucí práce:	Mgr. MgA. Radim Hédl, Ph.D., Katedra botaniky PřF UP, Botanický ústav AV ČR
Rok obhajoby práce:	2020

Abstrakt: Půdní semenná banka má zásadní vliv na dynamiku lesa a na vegetaci, která na ni navazuje. Cílem mé práce bylo prozkoumat půdní semennou banku a její návaznost na vegetaci lesa. Pro tento účel byly využity trvalé plochy Botanického ústavu AV ČR v dubohabřině na severním svahu masivu Děvín nacházejícího se na území CHKO Pálava. Jedná se o pařezinu – typ lesa, u kterého v určité periodě dochází k intenzivnímu prořezávání stromového nadrostu a tím i lepšími přístupů světla k bylinnému podrostu. Vzorčky byly odebrány z prosvětlených a neprosvětlených ploch, dále byly zpracovány a uloženy ve skleníku UP v Olomouci, kde byla za pomoci klíčící metody sbírána data. Ve vzorcích z 27 ploch bylo napočítáno 1324 semenáčků 59 druhů vyšších rostlin. Rozdíly mezi prosvětlenými a neprosvětlenými plochami na úrovni půdní semenné banky nebyly signifikantní, na rozdíl od vegetace, kde byla druhová bohatost signifikantně vyšší u prosvětlených ploch. Rozdíl v druhové bohatosti mezi vegetací a půdní semennou bankou byl opět signifikantní, ve vegetaci se nacházelo řádově více druhů, v semenné bance se oproti vegetaci více vyskytovaly světlomilné druhy a typické lesní druhy se v ní vyskytovaly jen málo. Z porovnání půdní semenné banky a vegetace na různých prostorových úrovních vyplývá, že druhy půdní semenné banky pocházejí jak z lokálních zdrojů, tak z celého lesa, 16,7 % druhů semenné banky se v lese vůbec nevyskytovalo, posázejí zřejmě z širšího okolí.

Klíčová slova:	půdní semenná banka, pařezinové hospodaření, dynamika lesa, CHKO Pálava
Počet stran:	46
Počet příloh:	1 CD
Jazyk:	Český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname:	Bc. Marika Kobzová
Type of thesis:	Magister
Department:	Department of Botany
Supervisor:	Mgr. MgA. Radim Hédl, Ph.D.
The year of presentation:	2020

Abstract: The soil seed bank has a fundamental influence on the dynamics of the forest and on its vegetation. The aim of my study was to examine the soil seed bank and its connection to the forest vegetation. For this purpose, the permanent plots of the Institute of Botany of the Czech Academy of Sciences in the oak-hornbeam forest on the northern slope of the Děvín massif, located in the Pálava Protected Landscape Area, were used. This forest is managed by coppicing - a traditional method of forest management which involve periodical cutting and regrowth. That allows better access of light to the herbaceous understorey. Soil samples were taken from two groups of plots – one group was recently coppiced and the other was not. Soil samples were stored in the Palacky's University greenhouse in Olomouc, where data were collected by using a germination method. In samples from 27 plots, 1324 seedlings of 59 species of vascular plants were recorded. The differences between those two groups of plots at the level of the soil seed bank were not significant, in contrast to the vegetation, where the species richness was significantly higher in the coppiced areas. The difference in species richness between vegetation and soil seed bank was also significant, there were more species in the vegetation. In the seed bank there were more light-demanding species compared to vegetation and typical forest species were only few. A comparison of the soil seed bank and vegetation at different spatial levels shows that the soil seed bank species come from both local sources and the whole forest, 16.7% of the seed bank species did not occur in the forest at all, they probably originated outside of surveyed area.

Keywords:	soil seed bank, coppicing, forest dynamics, Pálava Protected Landscape Area
Number of pages:	46
Number of appendices:	1 CD
Language:	Czech

OBSAH

1	Úvod	8
2	Cíle	9
3	Teoretická část.....	10
3.1	Dynamika lesního rostlinného společenstva	10
3.2	Pařezinové hospodaření	11
3.3	Půdní semenná banka	14
3.3.1	Co je to půdní semenná banka	14
3.3.2	Klasifikace semenné banky	16
3.3.3	Životnost semen.....	17
3.3.4	Půdní semenná banka v lese	19
4	Materiál a metodika	22
4.1	Charakteristika studovaného území	22
4.1.1	Vymezení studovaného území	22
4.1.2	Vymezení lokality z botanického pohledu.....	23
4.1.3	Klimatické poměry	24
4.2	Odběr vzorků.....	25
4.3	Analýza dat.....	25
5	Výsledky.....	27
5.1	Vliv prosvětlení nadrostu	28
6	Diskuze	35
6.1	metodika studia semenné banky.....	35
6.2	srovnání vegetace a půdní semenné banky	35
6.3	Proč jsou typické lesní druhy tak málo zastoupeny v půdní semenné bance? .	36
6.4	Odkud druhy půdní semenné banky pocházejí?.....	37
6.5	Důsledky pro ochranu přírody	38
7	Závěr.....	40
8	Citovaná literatura	42
9	Přílohy	48

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1 Poloha lokality v rámci střední Evropy, převzato z: https://commons.wikimedia.org/wiki/File :Central_Europe_location_map.svg	22
Obr. 2 Ilustrace prostorové škály, na které se pohybujeme, od regionální škály (reprezentované Děvínem, přes trvalé plochy AV ČR, na kterých studie proběhla), až po plochu odběru vzorků půdy pro studium půdní semenné banky.....	23
Obr. 3 Jarní aspekt dubohabřiny na severních svazích Děvína s dominantními dymnivkami dutými (foto: Jan Miklín).....	24
Obr. 5 Schéma odběru vzorků. Na jaře byly vzorky odebrány kolmo ke směru sklonu svahu, na podzim proběhl odběr podél sklonu svahu.....	26
Obr. 6 Rozdílnost druhové bohatosti semenné banky na dvou typech ploch nebyla prokázána, $p = 0,642969$, $Z = 0.463553$ (1 – prosvětlené plochy, 2 – bez prosvětlení).....	28
Obr. 7 Rozdíl mezi druhovou bohatostí vegetace na plochách s různým typem managementu s $p = 0,013734$, $Z = 2,464148$ (1 – prosvětlené plochy, 2 – bez prosvětlení).....	29
Obr. 8 Rozdíl v druhové bohatosti semenné banky (1) a vegetace lesa (2) ($p < 0,5$, $Z = -5,22708$).	30
Obr. 9 PCA pro půdní semennou banku jako celek (ekologická proměnná je světlo, zobrazeny také Ellenbergovy indikační hodnoty).	31
Obr. 10 PCA analýza pro prosvětlené plochy (ekologická proměnná je světlo, zobrazeny také Ellenbergovy indikační hodnoty).	32
Obr. 11 PCA analýza pro neprosvětlené plochy (ekologická proměnná je světlo, zobrazeny také Ellenbergovy indikační hodnoty).	33
Obr. 13 Druhové bohatství půdní semenné banky a vegetace na jednotlivých úrovních.....	34
Obr. 12 PCA analýza pro půdní semennou banku (1) a vegetaci (2), jsou zobrazeny i Ellenbergovy indikační hodnoty.	34

SEZNAM TABULEK

Tab. 1 Jaccardův index podobnosti (hodnoty v %).	32
---	----

SEZNAM PŘÍLOH

Tab. 1 Druhové složení půdní semenné banky a početnost jednotlivých druhů ve vzorcích.

1 ÚVOD

Půdní semenná banka představuje skrytou součást rostlinného společenstva nacházející se pod povrchem půdy. Odtud vystupuje na povrch v podobě semenáčků a následně dospělých rostlin. Na to, jak vegetace vypadá – má vliv přísun diaspor – jak ze semenné banky, tak vnějšího původu. V lesním společenství má z velké míry vliv stromový nadrost, jež je silně ovlivněn způsobem lesního hospodaření na území probíhajícím.

Zájmem mého studia je zjistit, jak konkrétně se vliv lesního hospodaření projevuje na úrovni semenné banky a na ni navazujícímu bylinnému podrostu lesa a jak ji může krátkodobě ovlivnit změna podmínek vlivem vykácení části stromového nadrostu. Studie probíhala v dubohabřině na území CHKO Pálava, konkrétně na severních svazích masivu Děvín, kde se v lesích hospodařilo již od pradávna. Typickým způsobem zásahu bylo pařezinové hospodaření, které zde lidé provozovali po stovky let. V poměrně krátkých časových intervalech zde docházelo k prosvětlování a po čase k opětovnému uzavření stromového porostu, což jistě mělo vliv jak na bylinný podrost lesa (Müllerová et al. 2014), tak na půdní semennou banku a její dynamiku.

V minulém století byl tento způsob hospodaření ze sociálních a ekonomických důvodů opuštěn a tím došlo k většímu zastínění lesa a ústupu světlomilných druhů, jež byly na tomto druhu hospodaření existenčně závislé (Müllerová et al. 2014, Müllerová et al. 2015, Roleček et al. 2017). Jak se ale tyto změny projevují na úrovni semenné banky? Jsou světlomilné druhy nenávratně ztraceny nebo se nacházejí v podobě diaspor v půdní semenné bance?

2 CÍLE

Hlavní hypotézou je, že se druhové složení půdní semenné banky bude významně lišit od druhového složení bylinného podrostu lesa a že se složení půdní semenné banky bude lišit mezi prosvětlenými a neprosvětlenými plochami.

Cílem mé práce je prozkoumat, jak toto prosvětlení stromového nadrostu temperátního lesa působí na diverzitu a druhové složení půdní semenné banky a jakou část tvoří semenná banka v kontextu celého rostlinného společenstva. Podstatným faktorem při srovnání je prostorové měřítko v rozmezí od nejmenšího lokálního až po regionální. Jednotlivé cíle jsou následovné:

1. Jak odráží půdní semenná banka složení rostlinného společenstva?

- Které druhy cílového rostlinného společenstva tvoří semennou banku?

- Z jaké úrovně metaspolečenstva, případně mimo ně, pochází chybějící druhy v cílovém společenstvu?

2. Jaký má prosvětlení stromového nadrostu vliv na složení rostlinného společenstva a jím tvořenou semennou banku?

- Liší se prosvětlené a neprosvětlené plochy ve složení a diverzitě rostlinného společenstva a semenné banky?

3 TEORETICKÁ ČÁST

3.1 DYNAMIKA LESNÍHO ROSTLINNÉHO SPOLEČENSTVA

Lesní společenstvo je stejně jako jiné typy společenstev proměnlivé jak v čase, tak v prostoru. Projevují se zde různě dlouhé cykly, při kterých dochází k prosvětlování celého lesa či jeho malých částí, ať už zapříčiněné třeba pádem stromu, nebo působením člověka, a k opětovnému zarůstání a ubývání světla pod korunami stromů. Na tyto změny ve stromovém patře navazují ostatní části společenstva, výrazná je reakce bylinného podrostu, ovlivněna je i půdní semenná banka.

Bylinný podrost středoevropského temperátního lesa často tvoří podstatnou část jeho diverzity (Plue et al. 2010). V podrostu jsou dominantní především stínomilné druhy, v semenné bance se přidávají i druhy světlomilné. Historické a nepředvídatelné změny, dynamika růstu stromů, pokryvnosti jejich korun a management lesa generují heterogenní podmínky, co se týče množství světla, množství živin v půdě a půdní vlhkosti. Jevy s tím spojené, jako je historie využívání území, stáří stromů, pokryvnost korun nebo úrodnost půdy mají vliv na diverzitu bylinného podrostu.

Bylinný podrost lesa a půdní semenná banka spolu prokazatelně komunikují, a to hlavně prostřednictvím semenného deště a růstem nových jedinců jejich vyklíčením ze semen. Navzájem tak ovlivňují svoji strukturu a diverzitu. Semenná banka také umožňuje koexistenci druhů díky „storage effect“ (jedná se o mechanismus koexistence druhů v proměnlivém prostředí) (Bossuyt et al. 2001).

Pro porozumění dynamiky a třeba i predikce reakce vegetace lesa na disturbance je třeba znát kompozici semen a jejich diverzitu. Semena v půdě umožňují rostlinám přežít v podmínkách nepříznivých pro klíčení a růst. Navíc, půdní semenná banka může determinovat směr, kterým se bude ubírat sekundární sukcese po disturbancích. Poskytuje informace o minulosti lokality a zároveň může predikovat budoucí změny (Koncz et al. 2010).

Půdní semenná banka hraje v dynamice lesa významnou roli, dává totiž rostlinám možnost šířit se v čase. Toto má základní důsledky pro dynamiku populací a celých společenstev, jak bylo prokázáno mnoha pozorováními a studiemi (např. Vandvik & Goldberg 2006, Koncz et al. 2010). Půdní semenná banka představuje „rezervoáry

biodiverzity“ které poskytují lokálním populacím vytrvalost a zvyšuje jejich biodiverzitu. Objasnění role půdní semenné banky v dynamice populací a společenstev a porozumění důležitosti „šíření v čase“ pomocí půdní semenné banky a také dálkové disperzi v prostoru je nezbytné pro porozumění metapopulační dynamiky (Vandvik et al. 2005).

Schopnost šíření rostlinných druhů v prostoru a čase je pro různé druhy odlišná a hraje důležitou úlohu při vytváření struktury a diverzity rostlinných společenstev. Semenná banka je často v metapopulačních studiích vnímána jako prvek narušující data, nicméně v prostředích, která jsou proměnlivá v prostoru a v čase, může být toto „šíření v čase“ ve skutečnosti alternativní životní adaptivní strategií. Jednou z hlavních myšlenek metapopulační teorie je fakt, že disperze k lokální diverzitě spíše přispívá, než že by byla limitujícím prvkem diverzitu omezujícím (Vandvik & Goldberg 2006).

Výzkumy na toto téma byly motivovány především otázkou, jak je lokální diverzita ovlivněna limity šíření jednotlivých rostlin. A experimenty opravdu ukazují, že tomu tak opravdu je. Toto jsou důležité informace, protože limity disperze jsou důležitou podmínkou pro procesy probíhající v metapopulacích a hrají roli ve struktuře společenstva. Další motivací pro studium je snaha o ochranu přírody. Pokud porozumíme způsobům, jak se rostliny šíří, jsme schopni alespoň částečně predikovat efekt probíhajících enviromentálních změn (využívání půdy, klimatické změny, fragmentace stanovišť) (Vandvik et al. 2005). Lokální diverzita společenstev je závislá na procesech, které jsou na disperzi buď přímo závislé, nebo naopak nezávislé (taková diverzita, která se udržuje i bez disperze diaspor z okolí). Je otázkou, do jaké míry se na disperzi podílely zdroje lokální a do jaké míry zdroje ze širšího okolí (Vandvik and Goldberg 2006).

3.2 PAŘEZINOVÉ HOSPODAŘENÍ

Velké procento evropských temperátních lesů bylo v minulosti obhospodařováno tradičními způsoby, významné byly pařeziny (= výmladkové lesy). Tyto lesy během 20. století, především kolem druhé světové války, zaznamenaly rapidní ústup v důsledku sociálních a ekonomických změn ve společnosti (Brown & Oosterhuis 1981, Buckley 1992, Van Calster, Chevalier, et al. 2008, Müllerová et al. 2014, Müllerová et al. 2015, Strubelt et al. 2018), avšak na území některých států jako je Albánie, Řecko nebo Itálie stále tvoří významný podíl lesních porostů (Müllerová et al. 2014). Stejně jako jinde

probíhají na území naší republiky v dnešní době snahy o znovuzavedení tohoto typu managementu (Vild et al. 2013, Hédli et al. 2018).

Pro lesy obecně je typická dynamika střídání světlejších a stinnějších fází, v dnešní době je tento cyklus poměrně dlouhý a převažuje dlouhé období zastínění, což je pro světlomilné druhy limitujícím prvkem, bránícím jim v růstu na těchto stanovištích (Yoshida & Kamitani 1996). Především v minulosti se hlavně v temperátních lesích mírného pásma provozovalo hospodaření pařezinovým způsobem, při kterém byly tyto cykly značně zkráceny, což podporovalo druhovou diverzitu bylinného podrostu lesa a krajiny jako celku. V dnešní době probíhají snahy se k tomuto způsobu hospodaření vrátit a podpořit tak diverzitu (Brown & Oosterhuis 1981, Buckley 1992).

Tento způsob lesního hospodaření je znám už tisíce let, nejrozšířenější byl v období od 13. do 20. století, bohužel se od něj před a v průběhu druhé světové války z ekonomických (funkci dřeva pro otop převzala fosilní paliva) a sociálních důvodů postupně upouštělo (Brown & Oosterhuis 1981, Buckley 1992, Van Calster et al. 2008, Müllerová et al. 2014, Müllerová et al. 2015, Strubelt et al. 2018) a tyto lesy byly často převedeny na jehličnaté monokultury (ze kterých plynul mnohonásobně větší ekonomický užitek), což vedlo k ústupu světlomilných druhů lesního podrostu a celkové změně jeho druhového složení, ale i ke změně kvality půdy (Brown & Oosterhuis 1981, Buckley 2012). V dnešní době v lesích již nedochází tolik k vegetativnímu obnovování lesa, ale obnova probíhá spíše ze semen, čas rotace je prodloužen na 50-200 let. Často byly také pařezinové lesy úplně vykáceny a převedeny na zemědělskou půdu nebo jednoduše ponechány ladem (Van Calster, Chevalier, et al. 2008).

Pro pařezinové hospodaření lesa je, jak bylo naznačeno, typická cyklicita v poměrně krátkých intervalech (Yoshida & Kamitani 1996, Buckley 2012, Strubelt et al. 2018). V určitých časových intervalech dochází k seřezávání větví stromů, po kterém zůstane pouze pařez, který následně samovolně obroste novými větvemi – výmladky. Vzniká tak pařezina neboli výmladkový les, nízký les. Během cyklu byla obvykle prořezána vždy jen část stromů, tím bylo zajištěno dřevo jak na otop, tak na stavbu obydlí (Van Calster et al. 2008, Müllerová et al. 2014). Jak jsou cykly dlouhé je závislé na intenzitě a rozsahu managementu zahrnujícím disturbance, ale také na druhu stromů (obvykle méně než 20 let, Van Calster et al. (2008) uvádí rozmezí mezi 10 až 30 lety,

Strubelt et al. (2018) 7 až 40 let). Často se takto hospodařilo u druhů, které dobře a rychle regenerují, jako je například habr, líska nebo dub (Buckley 2012, Müllerová et al. 2014, Strubelt et al. 2018). Ořezávání stromů většinou probíhalo mozaikovitě. V daný rok byla vždy ořezána jen část stromů, v další roce byl ořez proveden na jiné ploše atd., vytvářela se tak mozaika stanovišť, což podporuje biodiverzitu (Strubelt et al. 2018).

Pro dynamiku výmladkového lesa je stěžejní střídání dominance druhů rostlin na základě jejich tolerance k zastínění. Obecně lze říct, že duhy světlomilné dominují v raných fázích pařezinového cyklu a intermediární až stínomilné druhy následují v pozdějších fázích tohoto cyklu. Se stále zvětšujícím zastíněním pak dominují druhy stínomilné. K takovému střídání fází dochází v lesích obecně, v pařezinách je však cyklus značně urychlen díky ořezu větví (Yoshida & Kamitani 1996). Bylinný podrost pařezin je stále více vystavován značným změnám složení v důsledku změn klimatu, změnám využívání krajiny a fragmentaci, acidifikaci, eutrofizaci a změnou lesnictví. Došlo ke změně z krátkodobé rotace na dlouhodobou a změně druhů tvořících nadrost, obojí tak spouští změny ve vegetaci a má vliv také na semennou banku. Cykly (rozestupy mezi většími disturbancemi) se v lesním hospodaření značně prodloužily, a to až na 200 let a mění tak režim světla v lese, což je důležité jak pro podrost lesa, tak pro semennou banku, která pro svou obnovu nepřímo závisí na světle (Plue et al. 2010).

Vzhledem k tomu, že dorůstání výmladků je poměrně rychlý proces, perioda otevřeného lesa je poměrně krátká, ale je přesto dostatečně dlouhá na to, aby proběhl cyklus vyklíčení, růstu, kvetení a vzniku nové generace bylin lesního podrostu. Pokud však dojde k opuštění tohoto typu hospodaření a je narušen cyklus, je zde perzistentní semenná banka poskytující materiál pro případnou obnovu. Nicméně pokud je tato perioda příliš dlouhá (70 let), mohou být druhy ztraceny. Důvodem může být fakt, že v temperátních lesích je obvyklá doba životnosti semen kolem 50 let, poté následuje rychlý pokles klíčivosti, po 100 letech již zpravidla nejsou přítomna žádná z původních semen (Warr et al. 1994).

Lze očekávat, že cyklicita pařezin má vliv na druhové složení bylinného podrostu lesa i semenné banky (Plue et al. 2017). A právě semenná banka je (nejen) v pařezinách hlavním zdrojem druhů (dalším způsobem obnovy druhového složení je také disperze semen z okolí), které se ve vegetaci znovuobjeví po ořezání pařezin díky zlepšení

světelných a teplotních podmínek, které poruší dormanci a zapříčiní vyklíčení (Buckley 2012). Semena světlo milných druhů dlouhodobé semenné banky jsou adaptovaná na klíčení indukované světlem (Plue et al. 2010) – to nastává při občasných disturbancích, jako je otevření porostu či narušení půdy. Světlo je často nezbytné k porušení dormance. Krátkodobá semenná banka je spojena s více uzavřenou vegetací různých stanovišť, včetně lesa. U lesů, kde dochází ke střídání podmínek jako je stín během růstu stromů a světla, kterého je dostatek až po osekání, se udržely obě strategie.

Opuštění tohoto typu managementu a převedení pařezinového lesa na vysoký les může mít za následek celou řadu změn na diverzitu bylinného podrostu (Van Calster et al. 2008, Strubelt et al. 2018). Tou asi nejvíce patrnou je změna druhového složení lesa, zejména jeho bylinného podrostu a také změna abundance druhů, může nastat až úplné vymizení světlo milných druhů (Strubelt et al. 2018). Zlepšení tohoto stavu může nastat během sekundární sukcese po narušení zápoje korun stromů a tím zlepšení světelných podmínek. Mladší fáze lesa jsou z hlediska cévnatých rostlin bohatší než pozdější fáze a lépe jsou na tom lesy na území chráněných oblastí (Hédl et al. 2010).

3.3 PŮDNÍ SEMENNÁ BANKA

3.3.1 Co je to půdní semenná banka

Když zralá semena opustí mateřskou rostlinu, dříve nebo později se ocitnou na povrchu půdy. Zde buď rovnou vyklíčí, anebo je klíčení odloženo na vhodnější dobu – stanou se součástí půdní semenné banky (Fenner & Thompson 2005). Půdní semenná banka je považována za skrytou součást rostlinného společenstva nacházející se pod povrchem půdy. Odtud vystupuje na povrch v podobě semenáčků a následně dospělých rostlin. Na to, jak půdní semenná banka vypadá – jaká je její druhová bohatost, denzita semen či diverzita, má v lesním společenství z velké míry vliv stromový nadrost (i když jen nepřímo prostřednictvím rostlin podrostu lesa) (Thomson 1987), jež je silně ovlivněn způsobem lesního hospodaření na území probíhajícím a rozsahem disturbancí působících na půdu, koruny stromů a na samotný bylinný podrost (Van Calster, Chevalier, et al. 2008).

Půdní semenná banka je důležitou součástí rostlinných společenstev s významným vlivem na jejich dynamiku, ovlivňuje jejich rezistenci i rezilienci (Wang 2012, Leckie 2002). Semenná banka slouží jako rezervoár druhů a jejich genotypů potřebných k udržení genové diverzity (Leckie 2002), a to jak těch na lokalitě rostoucích, tak těch, které za stávajících podmínek nejsou schopné růstu a vyčkávají zde na podmínky pro ně vhodné.

V půdě se ovšem nenacházejí pouze semena v pravém slova smyslu, ale všechny typy diaspor. Půdní banka diaspor obsahuje kromě semen také spory, vegetativní propagule (a další části rostlin sloužící k rozmnožování) a plní pro některé mechorošty či kapradiny stejnou funkci jako semenná banka pro semenné rostliny (Dryer & Lindsay 1992). Stejně jako pro semennou banku zde platí, že složení banky diaspor nekoreluje s druhovým složením rostlin na povrchu (During 2001).

Když semeno opustí mateřskou rostlinu, dříve či později se díky disperzi (pomocí živočichů, ale hlavně díky šíření za pomoci větru nebo vody nebo působením člověka) ocitne na zemském povrchu. Tam může semeno vyklíčit okamžitě nebo může počkat na příhodnější podmínky. Během tohoto období semena jsou (ať na povrchu nebo v půdě) součástí semenné banky (Baskin & Baskin 1998, Fenner & Thompson 2005).

Semena nacházející se v semenné bance jsou velmi variabilní svými vlastnostmi, jako je například velikost, tvar či struktura semene. Tyto vlastnosti mají významný vliv na strukturu semenné banky. Malá semena s hladkým povrchem jsou v půdě častěji než velká a strukturovaná, protože se díky svým vlastnostem lépe dostávají do půdy (Thompson 1987, Fenner & Thompson 2006).

Semena různých druhů mají pochopitelně různou životnost. Jsou druhy, které zůstávají klíčivé jen několik málo týdnů, naopak jiné druhy si mohou zachovat svou životnost i stovky let. To, jak dlouho semena vydrží životaschopná, je ovlivněno jak vnitřními vlastnostmi semen, tak faktory prostředí, jako je charakter okolní vegetace, rozložení v půdě, či klimatické podmínky stanoviště.

Semenná banka neodráží pouze druhové složení stávající vegetace stanoviště, ale naopak jsou zde uchovávány semena druhů dřívějších sukcesních stádií (Buckley 2012),

či z dob, kdy byl na stanovišti vykonáván jiný typ managementu než v současnosti. Pokud tedy určité druhy vymizí z porostu, neznamená to, že se zde nevyskytuje v podobě semene uloženého v semenné bance. Tento způsob přežívání je výhodný v podmínkách, jež jsou pro rostlinu nepříznivé a rostlinný druh tak může vyčkat na podmínky příznivé. Tohoto jevu lze využít při obnově původního typu managementu stanoviště či při jeho celkové obnově.

Obecně lze říci, že semenná banka je důležitá, a proto velká na stanovištích, na kterých probíhají pravidelné disturbance, jako jsou orná pole, složení semenné banky a vegetace je tak velmi podobné až totožné. Naopak na stanovištích s mírnou frekvencí disturbance je semenná banka malá a méně koresponduje s vegetací (např. lesy). Druhy těchto stanovišť mají pouze krátkodobou semennou banku (Buckley 2012). Důležitost půdní semenné banky (třeba oproti vegetativní obnově) v různých typech prostředí značně kolísá, například pro jednoleté rostliny rostoucí na pouštích nebo u porostů s požárovou dynamikou je semenná banka naprosto klíčová, kdežto v tropickém deštném pralese je důležitá méně, k obnově porostu dochází z velké části díky semenům, která klíčí bezprostředně po dopadu na povrch půdy (Jiménez & Armesto 1992).

3.3.2 Klasifikace semenné banky

Od počátku výzkumu semenné banky byly snahy o její klasifikaci na základě různých vlastností, jako je životnost semen či období klíčení apod. První pokus o klasifikaci pochází z roku 1969, kdy svou klasifikaci publikovali Schafer a Chilcote a množství kategorií se od té doby pohybuje od tří po dvanáct (Csontos & Tamás 2003). V dnešní době je zřejmě jednou z nejpoužívanějších klasifikací na tyto čtyři kategorie (Tompson & Grime 1979):

- Přejídná semenná banka I. typu je tvořena druhy klíčovými na podzim.
- Přejídná semenná banka II. typu s druhy klíčovými na jaře.
- Dlouhodobá semenná banka III. typu se semeny klíčovými brzy po opuštění mateřské rostliny.
- Dlouhodobá semenná banka IV. typu se semeny klíčovými až po delším časovém úseku.

Nicméně typy III. a IV. jsou pouze konci jakéhosi kontinua a semena stejného druhu mohou za různých podmínek spadat do obou kategorií. Tento systém prošel několika úpravami (Grime 1981, Nakagoshi 1985) a průběhu let vznikly i další systémy

(Grubb 1988, Garwood 1989), tyto systémy se však neukázaly jako alternativy pro ten od Thompsona a Grima (1979), nebyly totiž univerzální, naopak popisovaly dynamiku pouze konkrétních vegetačních typů studovaných autory (Csontos & Tamás 2003).

Dalším, kdo se pokusil revidovat Thompsonův a Grimeho (1979) systém byl Bakker (1989), a to na základě velkého množství vlastních dat, u této klasifikace byly však problémy především s terminologií a názvy kategorií (perzistentní, permanentní, dlouhotrvající), které byly příliš matoucí. Z tohoto důvodu (a také kvůli nejasnostem ohledně životnosti semen) byly Thompsonem et al. (1993) vytvořeny tři kategorie založené pouze na vytrvalosti semen:

- Přechodná semenná banka – semena přetrvávají pouze krátkou dobu, zpravidla méně jak jeden rok.
- Krátkodobá vytrvalá semenná banka – semena zpravidla vydrží životaschopná jeden rok až pět let.
- Dlouhodobá vytrvalá semenná banka – životnost semen je zachována déle než pět let.

Tento systém je zvláště v mírném klimatu velmi využívaný především pro svou jednoduchost a univerzálnost, nemůže být však (stejně jako žádný jiný) považován za ten nejlepší a jediný správný (Csontos & Tamás 2003).

Půdní semenná banka je výhodná a nejlépe vyvinutá hlavně v prostředích, ve kterých se pravděpodobnost vyklíčení semen meziročně, či mezi sezónně značně liší, dochází k nepravidelným disturbancím. Semena často vyklíčí pouze po nějaké disturbanci, jako je vývrat stromu, disturbance jako požár, záplavy, disturbance způsobené zvířaty či člověkem. Příkladem takových stanovišť je orná půda, vřesoviště, chaparral nebo disturbované mokřady. Semenná banka je vytvořena i na stanovištích s menším stupněm disturbance či s jejich větší pravidelností – typicky stanoviště, která mě v této práci zajímají – lesy. Zde se jedná hlavně o semena druhů raně sukcesních (Pugnaire & Valladares 2007).

3.3.3 Životnost semen

Životnost semen je ovlivněna mnoha faktory, a to jak faktory vnitřními, tak faktory vnějšího prostředí. Pokud se budeme zabývat faktory vnějšími, hovoříme o

faktorech jako šíření semen, velikost semen. Pokud o vnitřních, tak o klíčení, či dormanci semen (Fenner & Thompson 2006).

Jedním z důležitých faktorů mající vliv na životnost semen je jejich velikost. Mnohými studiemi je prokázáno, že malá semena mají delší životnost než semena velká (Thompson 1993, Bakker et al. 1996, Fenner & Thompson 2006, Kitajima 2006) a že existuje vztah mezi velikostí semen a jejich množstvím. Zpravidla platí, že rostlina produkující velká semena jich produkuje poměrně malé množství, naopak rostliny s malými semeny jich tvoří daleko více (Thompson 1987, Moles & Westoby 2006). Jedním z důvodů, proč mají malá semena větší životnost v půdě, může být to, že malá, hladká a kulatá semena se lépe dostávají do půdy, kde jsou chráněna před vnějšími vlivy (jako je splavení deštěm, vyklíčení v nesprávný čas nebo predace) oproti semenům, která jsou velká a často tak zůstávají na povrchu, kde jsou ohrožena výše zmíněnými faktory. Pokud jsou tedy semena „pohřbena“ pod povrchem půdy, jsou tato rizika eliminována (Kitajima 2007). Co se týče například predace, je známo, že většina predátorů hledá potravu výhradně na povrchu půdy (Thompson 1993, Fenner & Thompson 2006). Semena druhů tvořících semennou banku mohou zůstat životaschopná po velmi dlouhou dobu, až několik stovek let (např. u druhů jako *Chenopodium album* nebo *Spergula arvensis*). Tato vytrvalá semena jsou bez výjimky velmi malá (Thompson 1987).

Dlouhodobá půdní semenná banka je důležitá především v prostředích s velkým množstvím disturbancí, či v prostředích, kde k disturbancím dochází nepravidelně. Rostliny tak přečkají nepříznivé období v podobě semen, kde vyčkají na podmínky vhodné k vyklíčení a růstu. Typickým příkladem rostlin s dlouhodobou semennou bankou jsou polní plevely, které jsou zde díky této životní strategii schopné přežít (Fenner & Thompson 2006). Vztah mezi velikostí a životností semen je univerzální, existují ale i výjimky – u semen, která mají tvrdý obal či je u nich prokázána fyzická dormance, není velikost klíčová (Fenner & Thompson 2006).

U rostlin jako jsou stromy mírného pásu (*Quercus*, *Fagus*) není semenná banka téměř známa a pokud se vytvoří, je zpravidla krátkověká (Donelan & Thompson 1980, Warr et al. 1994, Bossuyt et al. 2001, Tiebel et al. 2018). Příčinou krátkověkosti některých semen rostlin (jako jsou zmíněné stromy, ale také keře nebo stínomilné rostliny) není pouze predací tlak nebo jejich životní strategie, dalším faktorem zkracujícím životnost

semen a semenáčků může být předčasné vyklíčení, kdy semeno vyklíčí příliš hluboko pod povrchem půdy a semenáček tak není schopen dosáhnout povrchu a zahyne. Zdá se, že druhy s dlouhověkými semeny si během vývoje osvojily mechanismy, které zabraňují předčasnému vyklíčení, takže tyto ztráty jsou v dlouhodobém měřítku zanedbatelné (Thompson 1987). Dalším faktorem, který může zkracovat životnost semen je přítomnost patogenů v půdě (Fenner & Thompson 2006).

To, jestli je vytvořena dlouhodobá či krátkodobá semenná banka je závislé na druhu rostliny, a ne na prostředí, ale to životnost semen může do jisté míry ovlivnit – půdní voda může mít velký vliv na životnost semene (anoxie v podmáčené půdě semena zabíjí, vlhké půdy také = více patogenů). Na životnost semen může mít vliv také nadmořská výška – ve vyšších nadmořských výškách semena dlouho vytrvávala v semenné bance. Perzistence semene je tedy hlavně vlastností druhu, ale může být ovlivněna podmínkami prostředí (Fenner & Thompson 2006).

3.3.4 Půdní semenná banka v lese

Půdní semenná banka je pro společenstva nezbytná, protože zajišťuje lokálním rostlinám perzistenci a slouží (vedle disperze) jako zdroj obnovy vegetace a zajišťuje tak druhovou i genetickou diverzitu společenstev (Plue et al. 2010). Půdní semenná banka lesa má oproti jiným typům stanovišť svá specifika. Je poměrně běžným jevem, že druhové složení půdní semenné banky nekoreluje s druhovým složením vegetace obecně, ale v lesích je tato rozdílnost velmi výrazná, Hopfensperger (2007) říká, že podobnost mezi druhovým složením půdní semenné banky a rostoucí vegetací je méně než 60 %, tato podobnost je nejvyšší krátce po disturbanci a s následnou sukcesí a uzavíráním stromového patra klesá. Půdní semenná banka lesa také vykazuje nižší druhovou diverzitu a denzitu semen oproti jiným typům ekosystémů (Thompson & Grime 1979, Tiebel et al. 2018). Nacházíme zde (stejně jako v jiných typech stanovišť) především druhy synantropní – zástupci rodu *Chenopodium*, *Atriplex*, *Conyza* atd. (Packham et al. 1992, Leckie et al. 2002, Fenner & Thompson 2006). Typické lesní druhy bylin a stromů jsou v semenné bance vzácné nebo se zde vůbec nevyskytují. Je pro ně typická nízká schopnost šíření větrem a celkově nízká schopnost rychle se šířit na velké vzdálenosti. Nejsou tedy dobrými kolonizátory a pokud jsou z nějaké lokality ztraceny (a nemají půdní semennou banku), trvá velmi dlouho, než se opět dostanou zpět (Amezaga & Onaindia 1997). Další příčinou velkého podílu synantropních druhů v semenné bance může být

fakt, že druhy lesa mají oproti synantropním druhům nižší produkci semen a fekunditu (Bossuyt et al. 2001).

I přesto, že se semenná banka a vegetace svým druhovým složením liší, odpovědi na podmínky prostředí bývají podobné. Například obojí vykazují ztrátu druhů při přetrvávající uzavřenosti korun stromů (Van Calster, Chevalier, et al. 2008; Plue et al. 2010), zatímco management lesa má sklon druhovou diverzitu zvyšovat. Analýza vztahů bylinného patra lesa a semenné banky by mohla odhalit mechanismy, které utvářejí patterns v diverzitě podrostu lesa (Plue et al. 2017).

Existují velké rozdíly mezi vegetací lesa a semennou bankou co do druhového složení (Brown & Oosterhuis 1981, Bossuyt et al. 2001, Hopfensperger 2007, Tiebel et al. 2018). V semenné bance se se obecně nacházejí spíše druhy raně sukcesní, druhy lesních lemů a světlin, ale také druhy disturbovaných typů vegetace. Jen 18 % všech druhů je běžných jak v semenné bance, tak ve vegetaci a druhy s vysokým zastoupením v porostu jsou nepřítomné v semenné bance a naopak. To může být vysvětleno faktem, že jen pár druhů lesa produkuje dlouho žijící semena a u synantropních rostlin je naopak tento jev velmi rozšířený (Brown & Oosterhuis 1981, Bossuyt et al. 2001). Existuje jen pár lesních druhů tvořících semennou banku, jako je například *Moehringia trinervia* nebo *Poa nemoralis*. Absence semen lesních druhů v semenné bance může naznačovat převahu vegetativního rozmnožování, ale podle současných studií se ukazuje, že dochází k také k regeneraci pomocí semen, ta však vytvářejí pouze krátkodobou semennou banku nebo potenciální shlukovitý výskyt semen pod hrabankou, ale ne v půdě (Bossuyt et al. 2001).

Vliv na velikost a druhové složení semenné banky lesa má také stáří lesa (Peterken & Game 1984, Bossuyt et al. 2001). Denzita semen je prokazatelně vyšší u mladých lesních porostů (Bossuyt et al. 2001, Tiebel et al. 2018). To se ukazuje i na vegetaci, kdy staré lesy mají více typických lesních druhů, které jsou sice tolerantní vůči stresu způsobenému zastíněním, ale většinou jsou schopny šířit se jen na malou vzdálenost, kdežto v mladém lese jsou více přítomné druhy lesních lemů a druhy světlin s dobrou schopností šíření (Hermy et al. 1999). Vysoká denzita semen u mladého lesa může být vysvětlena právě přítomností druhů raně sukcesních stádií vývoje vegetace (Tiebel et al. 2018) a také výskytem druhů ruderalních, které však mohou mít kvůli své vysoké konkurenceschopnosti negativní vliv na diverzitu lesních společenstev (Hermy 1994,

Bossuyt et al. 2001). Určité studie (Hill & Stevens 1981, Warr et al. 1994) zmiňují nižší denzitu semen v lesích starších 50 let. Předpokládají, že semena tak dlouhou dobu nepřežijí, a právě z toho důvodu se ve starých lesích tolik nevyskytují (předpokládá se, že většina semen nemá tak dlouhou životnost, existují pochopitelně i výjimky) (Bossuyt et al. 2001). Druhy starého lesa se rozmnožují především vegetativně či za pomoci krátkověkých semen (Hopfensperger 2007). Předchozí studie ukazují, že největší denzita semenní banky je na přelomu rané a střední fáze sukcese, následně klesá, když však les dospěje a stromy začnou padat a tvořit gapy, denzita opět stoupá (Leckie et al. 2002).

Existuje jen málo informací o roli půdní semenné banky při obnově podrostu v lesích, ale předpokládá se, že její role je velmi důležitá pro dynamiku a obnovu vegetace (Warr et al. 1994, Leckie et al. 2002). Uchováním semen a tím rostlinné diverzity půdní semenná banka zlepšuje koexistenci druhů a zmírňuje dopad lokálních událostí, které by bez ní mohly vést v extrémním případě až k úplné extinkci druhu na lokalitě. Vegetaci je však možné do jisté míry obnovit, to může zajistit disperze z okolí nebo právě růst ze semenné banky (Plue & Cousens 2013).

Role semenné banky je dobře prozkoumána na stanovištích, jako jsou vřesoviště a traviny, ale v lesních společenstvech je situace složitější, protože druhy tolerující stinné podmínky, což jsou typicky druhy bylinného podrostu lesa, často trvalou semennou banku vůbec nevytvářejí, naopak často klíčí v krátké době po dopadu na zemský povrch (Forget et al. 2004). Oproti tomu u světlomilných druhů otevřených stanovišť se většinou tvoří dlouhodobá půdní semenná banka. Většina druhů přítomných v semenné bance lesa netoleruje stín a mohou tak vyklíčit pouze v prosvětlených částech lesa (Jankowska-Błaszczyk 1998). Tento fakt pak vede k tomu, že druhové složení vegetace a semenné banky si korelují jen velmi málo.

4 MATERIÁL A METODIKA

4.1 CHARAKTERISTIKA STUDOVANÉHO ÚZEMÍ

4.1.1 Vymezení studovaného území

Studované trvalé plochy se nacházejí v Jihomoravském kraji na území CHKO Pálava (83 km²), konkrétněji v oblasti spadající do území NPR Děvín-Kotel-Soutěska (159,616 ha), a to na severních až severozápadních svazích Děvína (549 m n. m.) v blízkosti obce Dolní Věstonice (obr. 1, obr. 2).

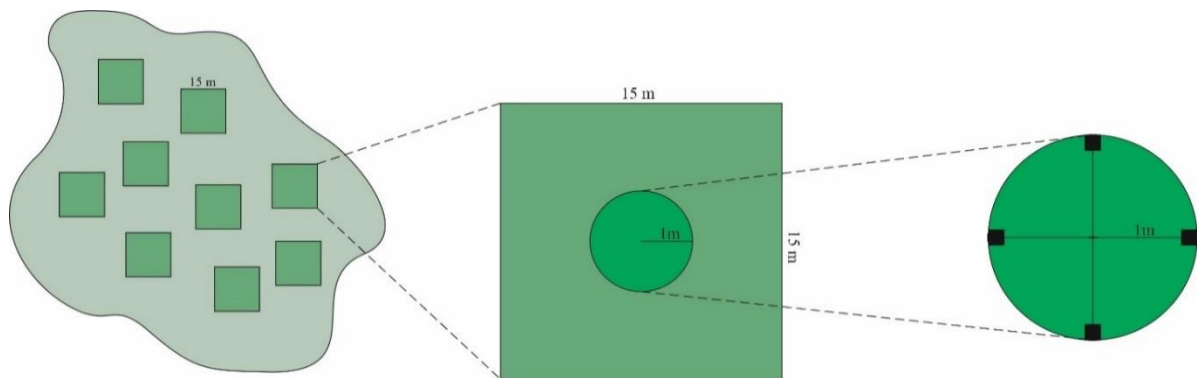


Obr. 1 Poloha lokality v rámci střední Evropy, převzato z: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Central_Europe_location_map.svg.

Výzkum byl zaměřen na studium dynamiky semenné banky listnatého lesa. Na tomto území postupně dochází k návratu k původnímu typu managementu – pařezinovému hospodaření. K návratu k tomuto typu hospodaření zde došlo ve 21. století, zatím poslední prořezání nadrostu proběhlo v roce 2015. Tento způsob hospodaření spočívá v periodickém ořezávání dobře zmlazujících listnatých dřevin.

4.1.2 Vymezení lokality z botanického pohledu

CHKO Pálava spadá do oblasti termofytika, obvodu Panonského termofytika, nachází se na území dvou ze tří podokresů okresu 17. Mikulovská pahorkatina (podokres 17b Pavlovské kopce a 17c Milovicko-valtická pahorkatina), ležících v kolinním vegetačním stupni. Flóra je tvořena především termofyty, významným faktorem určujícím druhové složení rostlin je vápencový podklad, jež umožňuje růst kalcifilních rostlin (Skalický 1997).



Obr. 2 Ilustrace prostorové škály, na které se pohybujeme, od regionální škály (reprezentované Děvínem, přes trvalé plochy AV ČR, na kterých studie proběhla), až po plochu odběru vzorků půdy pro studium půdní semenné banky. Kresba M. Kobzová (orig.)

Předmětem mého zájmu bylo lesní společenstvo severních a severovýchodních svahů Děvína – přesněji panonské dubohabřiny patřící do asociace LBB04 *Primulo veris-Carpinetum betuli* (obr. 4). Ve stromovém patře najdeme především druhy jako jsou *Carpinus betulus* a *Quercus petraea* agg., které tvoří základ lesa, přidává se také *Tilia cordata*. Keřové patro je zde bohatě vyvinuté, setkáváme se s druhy jako *Corylus avellana*, *Acer campestre*, či s teplomilnými druhy jako *Cornus mas*, *Eonymus verrucosus*, *Ligustrum vulgare* nebo *Sorbus torminalis*. V bylinném patře rostou druhy typické pro mezofilní háje, a to např. s *Brachypodium sylvaticum*, *Campanula persicifolia*, *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Lathyrus vernus* nebo *Melica nutans*. Součástí bylinného patra jsou také druhy typicky se nacházející v teplomilných doubravách a lesních lemech – *Buglossoides purpureocaerulea*, *Dictamnus albus*, či *Viola mirabilis*. Výrazně je zde vyvinut jarní aspekt s geofyty jako *Galanthus nivalis*, ale také

s *Adoxa moschatellina*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis cava* nebo *C. pumila* (Neuhäusl et Neuhäuslová in Neuhäuslová-Novotná 1964 in Chytrý 2013).

Tento typ dubohabřin se obecně vyskytuje na teplých, mezických, v létě často vysýchavých stanovištích, často v kontaktu s teplomilnými doubravami. Jak název asociace napovídá, panonské dubohabřiny se vykytují v Panonské pánvi, a kromě Pálavských vrchů je nalezneme například v Moravském krasu či roztroušeně na Hustopečsku (Neuhäusl et Neuhäuslová in Neuhäuslová-Novotná 1964 in Chytrý 2013).



Obr. 3 Jarní aspekt dubohabřiny na severních svazích Děvína s dominantními dymnivkami dutými (foto: Jan Miklín)

4.1.3 Klimatické poměry

Oblast CHKO Pálava patří k jedněm z nejsušších a nejteplejších oblastí České republiky. Podle dat pocházejících z měření stanice Mikulov (od roku 1961 do roku 1982) je zde průměrná teplota 9,6 °C. Nejteplejším měsícem je červenec s 19,6 °C a nejchladnějším je leden s -1,5 °C. Vegetační období trvá kolem 170 dní. Častým jevem jsou tropické dny (teploty dosahují více jak 30 °C). Expozice svahů má významný vliv na denní chod teplot a rozdíl mezi denními minimy a maximy. Na jižních a jihovýchodních svazích teplota roste prudce především v ranních hodinách, na svazích severních a západních nastává největší nárůst až kolem poledne (Miklín 2012).

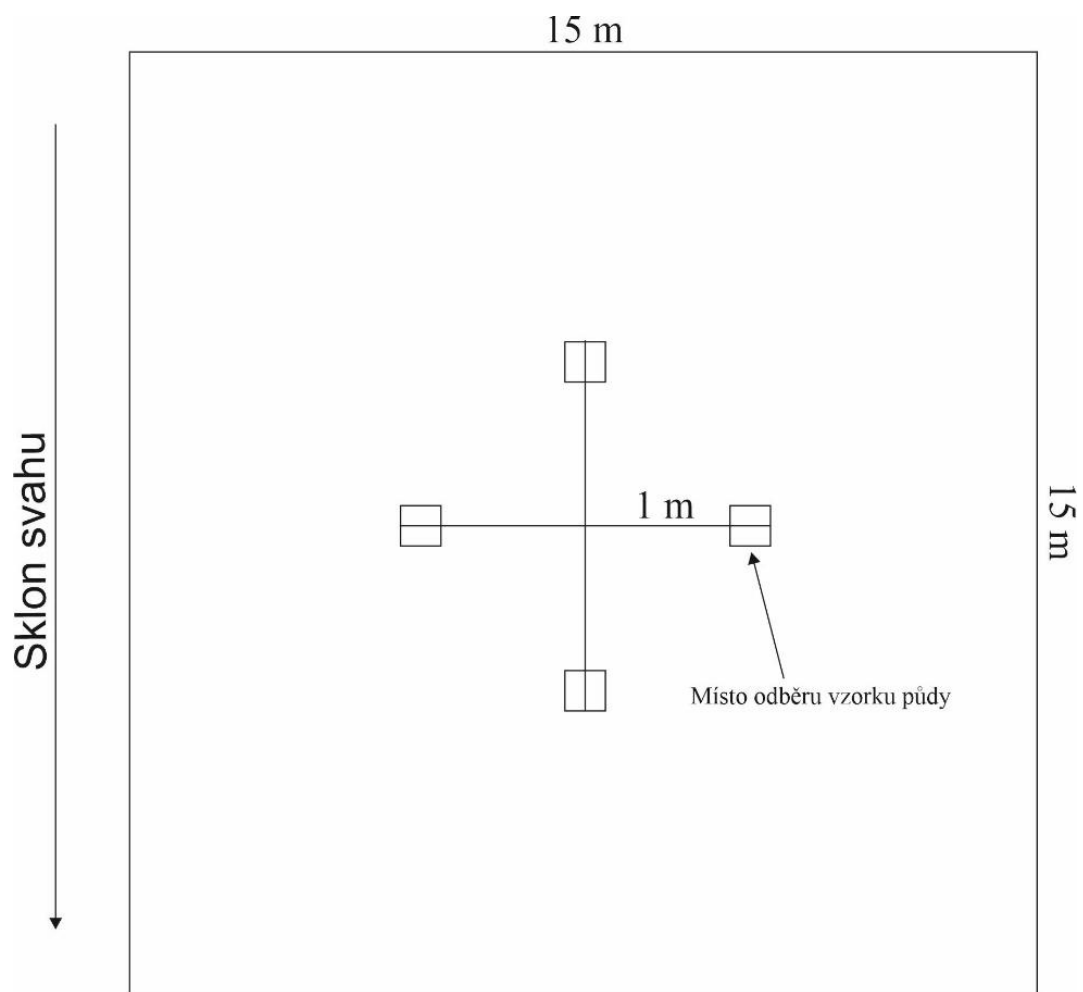
4.2 ODBĚR VZORKŮ

Odběr vzorků byl proveden na území CHKO Pálava v dubohabřině na úpatí kopce Děvín. K odběru byly využity trvalé plochy Botanického ústavu AV ČR.

K odběru vzorků došlo hned dvakrát, na jaře a na podzim, a to z důvodu obsažení celého spektra druhů. Jarní odběr proběhl 5. 4. 2019, podzimní sběr se uskutečnil 24. 11. 2019. Z každé z 27 trvalých ploch byly odebrány celkem 4 l zeminy, 2 l na jaře a 2 l na podzim. Vzorky byly odebrány vždy 1 m od středu trvalé plochy (15x15 m), na jaře byly vzorky odebrány po vrstevnici, na podzim kolmo na ni. Vzorky byly odebrány vždy v blocích o velikosti 10 x 10 x 10 cm (obr. 5). Vždy jsme odebrali po 1 l na jeden blok, následovalo smíchání do směsného vzorku. Vzorky byly následně převezeny do Olomouce a uloženy ve skleníku Katedry botaniky UPOL. Následně jsem všechny vzorky přesila přes síto s oky o velikosti 0,5 cm, abych odstranila nečistoty jako kořeny, větve a kameny. Ke zjištění kvalitativního a kvantitativního zastoupení druhů bylo použito kultivační metody. Každý vzorek byl proto rozsypán do 3 krabiček, aby hloubka vložené zeminy nepřesahovala 5 cm. Vzorky byly následně zalévány. Kultivace probíhala přes rok, sběr dat byl ukončen v červnu 2020.

4.3 ANALÝZA DAT

Data ze skleníku a fytoecnologické snímky získané byla zapsána v programu TURBOVEG (Hennekens & Schaminée 2001) a pro lepší přehlednost převedena do programu JUICE (Tichý 2002), zde byla také za pomoci R-project (R Core Team 2013) provedena PCA analýza pro několik skupin dat. Data byla také zpracována za pomoci programu STATISTICA (Beranová 2008). Pro určení, do jaké skupiny druhů lesa jednotlivé druhy patří, byl využit European Forest Plant Species List (Heinken et al. 2019). K porovnání s vegetací bylo využito fytoecnologických snímků z trvalých ploch odebraných v letech 2016-2019. Pro srovnání druhové bohatosti jak na úrovni půdní semenné banky, tak na úrovni vegetace byl mezi jednotlivými plochami použit neparametrický Mann-Whitneyův test, pro vyjádření rozdílnosti mezi jednotlivými úrovněmi byl použit Jaccardův index podobnosti.



Obr. 4 Schéma odběru vzorků. Na jaře byly vzorky odebrány kolmo ke směru sklonu svahu, na podzim proběhl odběr podél sklonu svahu.

5 VÝSLEDKY

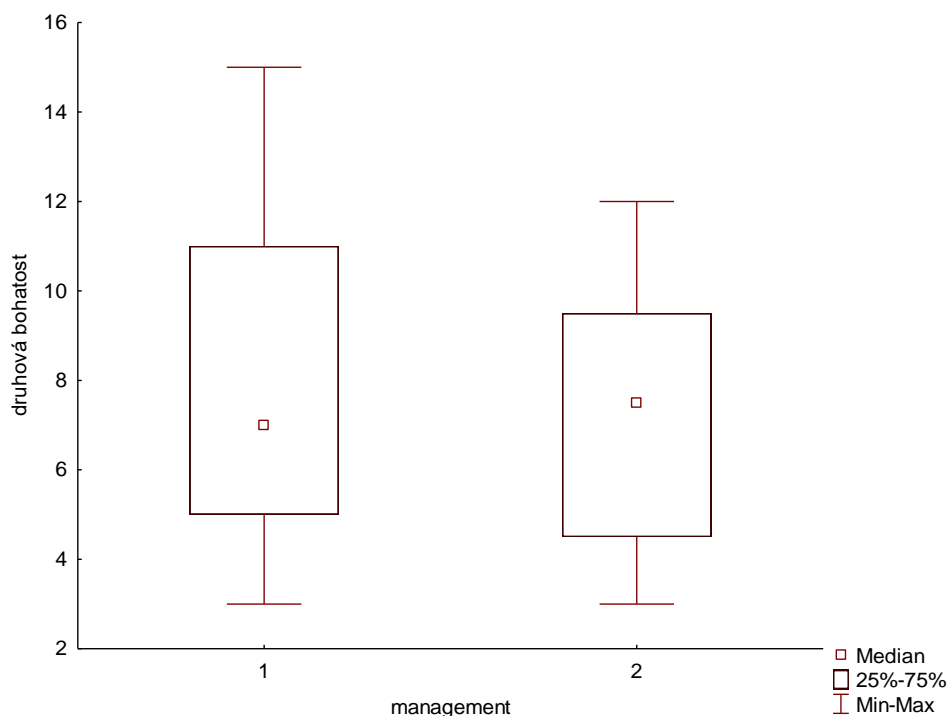
V půdních vzorcích z 27 trvalých ploch bylo během klíčího experimentu napočítáno celkem 1324 semenáčků náležejících k 60 druhům vyšších rostlin. Na prosvětlených plochách se vyskytovalo 728 semenáčků 45 druhů a na neprosvětlených plochách 596 semenáčků 38 druhů, z toho se 19 druhů (např. *Vicia pisiformis*, *Ajuga genevensis*, *Linaria vulgaris*) nacházelo výlučně na plochách, na kterých proběhl management a 12 druhů (např. *Hedera helix*, *Chelidonium majus*, *Galium odoratum*) pouze na plochách bez managementu. Mezi nejčastěji se vyskytující druhy patřily: *Chenopodium hybridum*, *Conyza canadensis*, *Hypericum perforatum*, *Gagea lutea*, *Poa annua* a *Moehringia trinervia*. Druhovému složení semenné banky a početní zastoupení druhů je reprezentováno v tabulce v přílohách. Ve vzorcích vyklíčilo 17 druhů, které se nevyskytovaly ve fytoecologických snímcích trvalých ploch a nemohlo tak pocházet z rostlin, které se v lokální vegetaci vyskytovaly a zřejmě se na plochy dostaly díky dálkové disperzi z okolí nebo pocházejí z dřívějších let, kdy se na plochách tyto druhy mohly vyskytovat. V půdní semenné bance se vyskytovalo 10 druhů, které nebyly nalezeny v rámci celého lesa, jedná se především o druhy ruderální jako je např. *Lamium album* nebo *Setaria glauca*.

V půdní semenné bance byly nalezeny jak typické druhy uzavřeného lesa (*Poa nemoralis*, *Galium odoratum*, *Moehringia trinervia*), tak druhy lesních okrajů a světlin (*Vicia pisiformis*, *Hypericum hirsutum*). Tyto druhy však představovaly pouze ¼ všech nalezených druhů. Velkou část tvořily druhy mající slabší vazbu k lesním společenstvům (vyskytující se jak v lese, tak v otevřené vegetaci, případně vyskytující se spíše v otevřené vegetaci než v lese – např. *Geum urbanum*, *Ajuga reptans*, *Galium aparine*) nebo druhy bez vazby k lesním společenstvům, reprezentované hlavně ruderálními druhy (*Euphorbia peplus*, *Setaria glauca*, *Linaria vulgaris*, *Lamium purpureum*).

5.1 VLIV PROSVĚTLENÍ NADROSTU

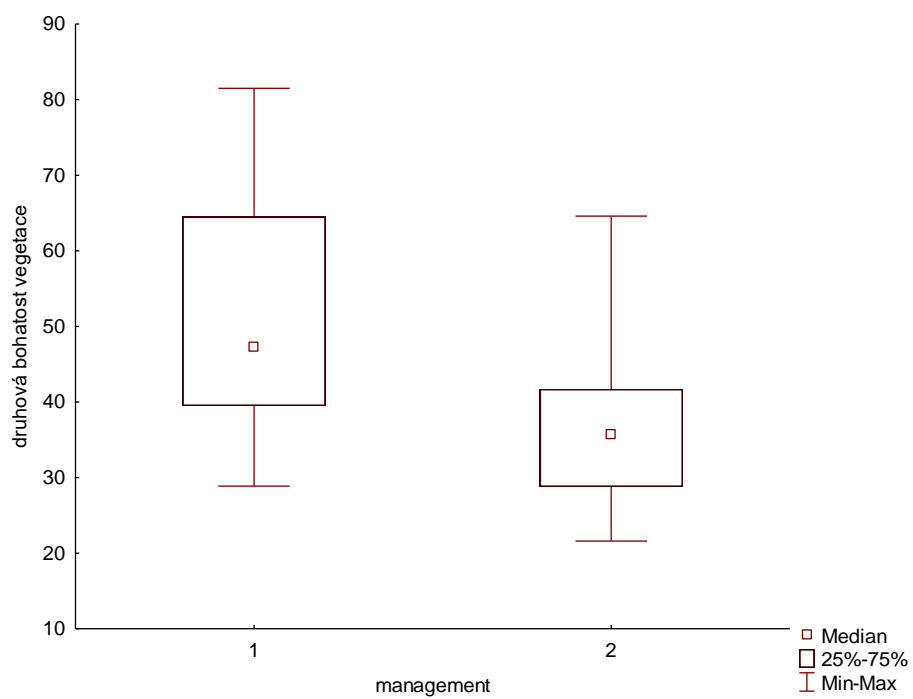
Z Mann-Whitneyova testu vyplývá, že druhová bohatost půdní semenné banky se mezi prosvětlenými a neprosvětlenými plochami na hladině $p = 0,05$ signifikantně neliší, vypočítaná hodnota byla $p = 0,642969$, $Z = 0.463553$ (obr. 6), nicméně na prosvětlených plochách se nacházelo druhů více.

Naopak byl nalezen signifikantní rozdíl v druhové bohatosti mezi vegetací lesa na obou typech ploch ($p = 0,013734$, $Z = 2,464148$). Z grafu však jasně vyplývá, že druhová bohatost vegetace byla vyšší u prosvětlených ploch (obr. 7).

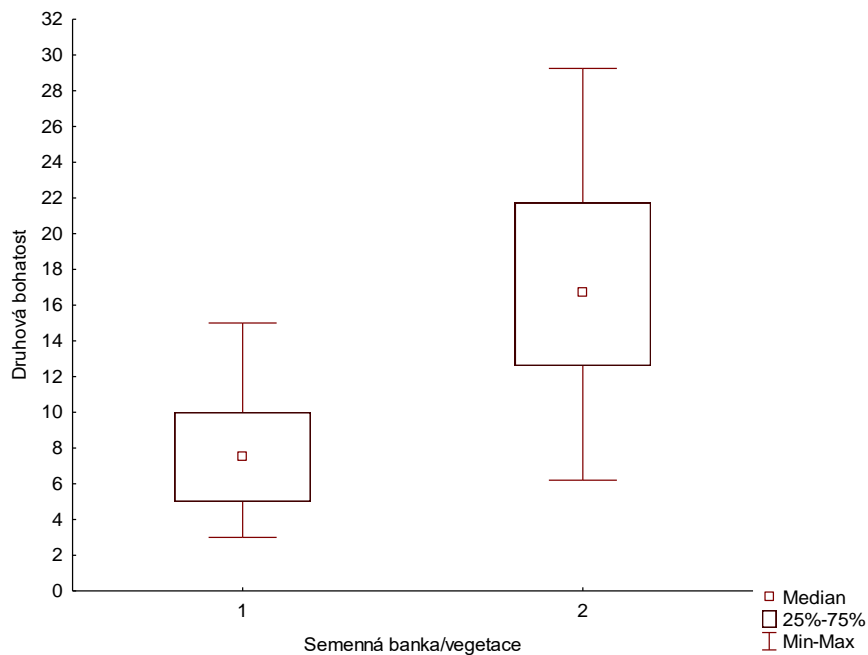


Obr. 5 Rozdílnost druhové bohatosti semenné banky na dvou typech ploch nebyla prokázána, $p = 0,642969$, $Z = 0.463553$ (1 – prosvětlené plochy, 2 – bez prosvětlení).

Ze srovnání počtu druhů pro semennou banku a pro vegetaci vyplývá, že druhové bohatství vegetace lesa a semenné banky se signifikantně liší ($p < 0,5$, $Z = -5,22708$). Z grafu je viditelné, že vegetace je tvořena větším množstvím druhů než semenná banka (obr. 8).



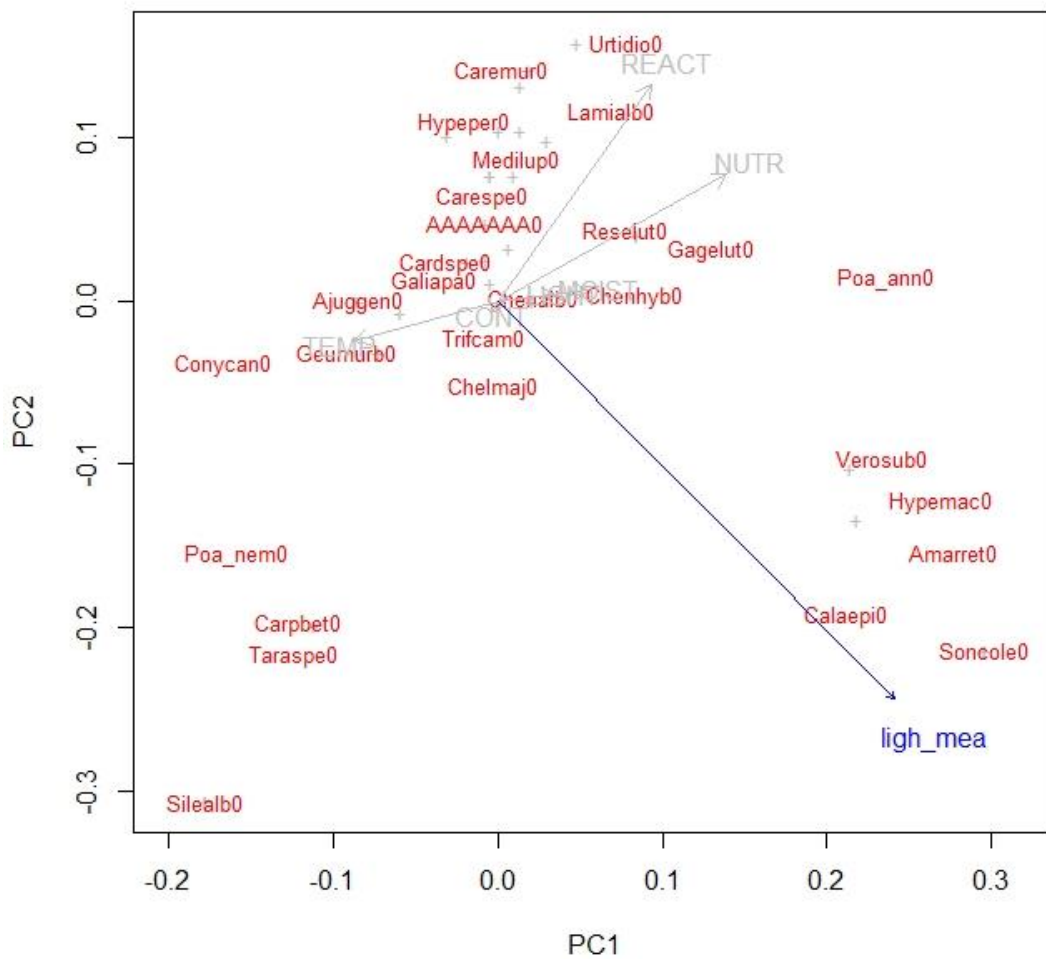
Obr. 6 Rozdíl mezi druhovou bohatostí vegetace na plochách s různým typem managementu s $p = 0,013734$, $Z = 2,464148$ (1 – prosvětlené plochy, 2 – bez prosvětlení).



Obr. 7 Rozdíl v druhové bohatosti semenné banky (1) a vegetace lesa (2) ($p < 0,5$, $Z = -5,22708$).

Po provedení PCA analýzy, kdy ekologickou proměnnou bylo prosvětlení ploch (vypočítáno v Juice za pomoci Ellenbergových indikačních hodnot jednotlivých druhů) byly vytvořeny tři grafy, jeden pro půdní semennou banku jako celek (obr. 9), dva zvlášť pro prosvětlené (obr. 10) a neprosvětlené plochy (obr. 11).

PCA analýza byla také provedena pro skupinu druhů semenné banky a pro druhy vegetace zaznamenané na ploše 3,14 m² (obr. 12). Z grafu je patrné, že v půdní semenné bance (1) se nacházejí spíše druhy světlomilné, kdežto ve vegetaci (2) druhy spíše stínomilné.

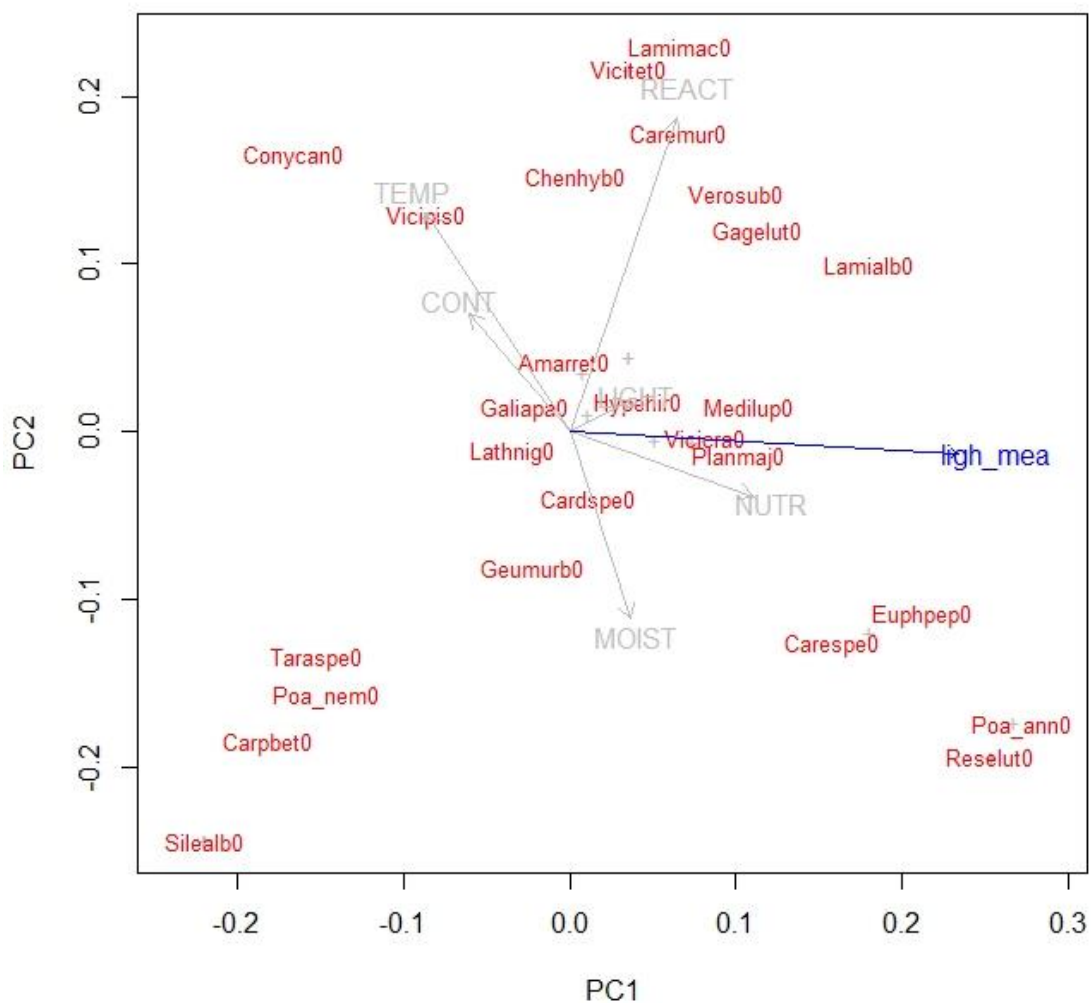


Obr. 8 PCA pro půdní semennou banku jako celek (ekologická proměnná je světlo, zobrazeny také Ellenbergovy indikační hodnoty).

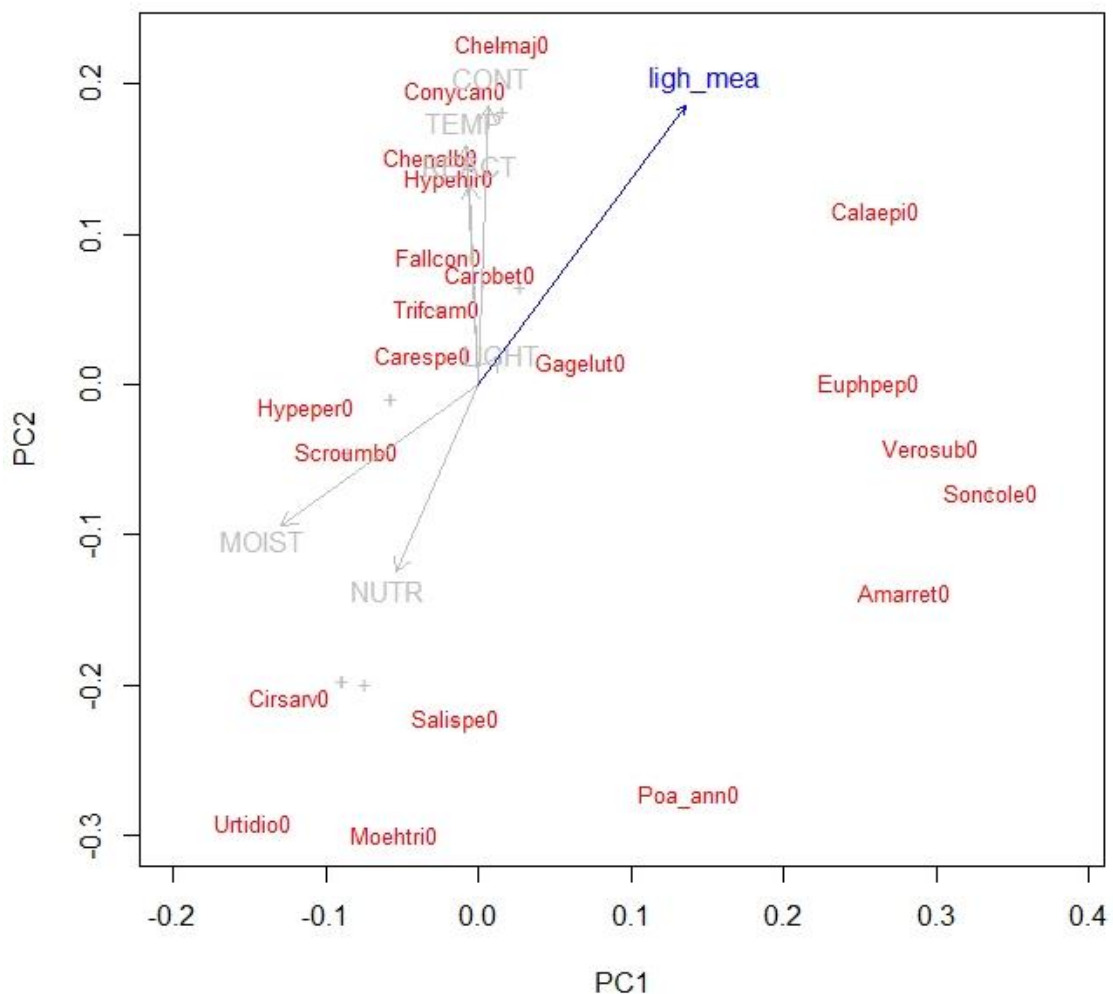
Dále byl spočítán Mann-Whitneyův U test pro podobnost mezi skupinami za použití Jaccardova indexu podobnosti jednotlivých úrovní se semennou bankou (Tab. 2). Druhovým složením se semenná banka nejvíce shodovala se species poolem celé děvínské dubohabřiny představující 4. úroveň (0,79 %), nejméně se podobala s plochami o nejmenší ploše (3,14 m²) představující první úroveň (0,45 %). Celkově byla podobnost v druhovém složení vegetace velmi nízká, u žádné úrovně nepřesáhla 1 %.

	1. úroveň	2. úroveň	3. úroveň	4. úroveň
Semenná banka	0.45	0.55	0.65	0.79

Tab. 2 Jaccardův index podobnosti (hodnoty v %).

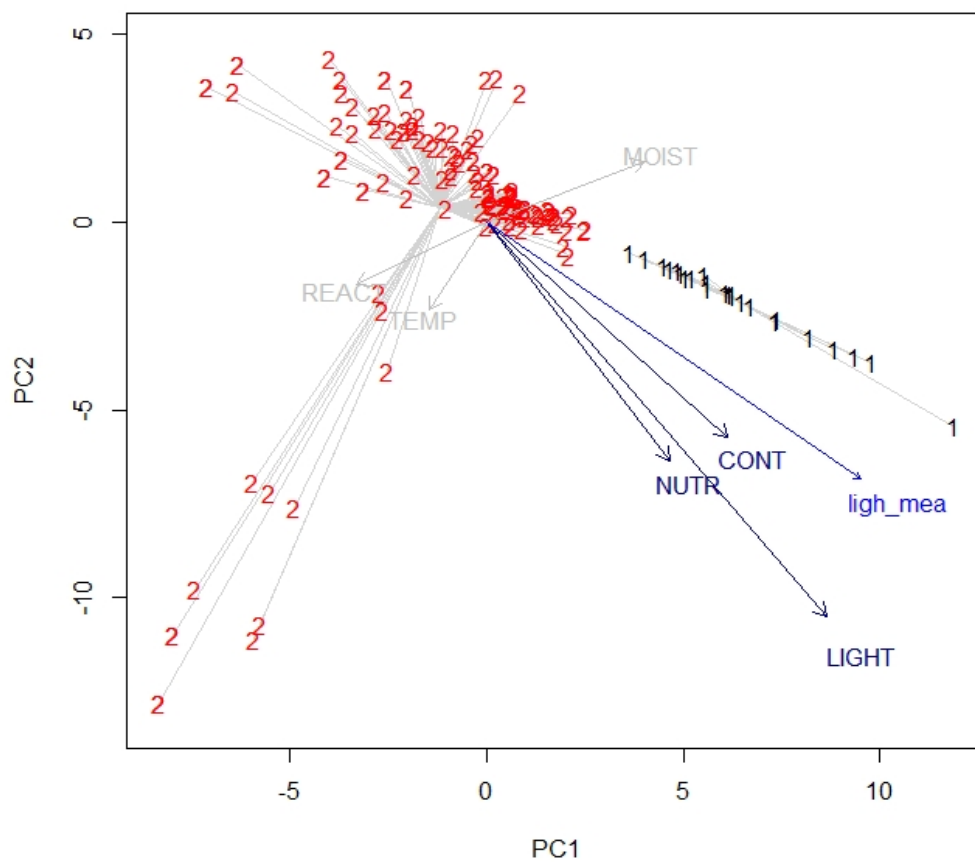


Obr. 9 PCA analýza pro prosvětlené plochy (ekologická proměnná je světlo, zobrazeny také Ellenbergovy indikační hodnoty).

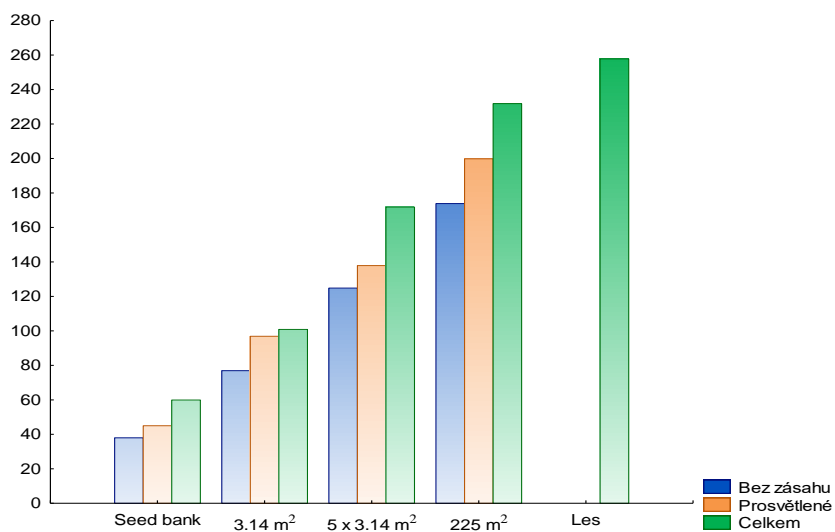


Obr. 10 PCA analýza pro neprosvětlené plochy (ekologická proměnná je světlo, zobrazeny také Ellenbergovy indikační hodnoty).

Z grafického znázornění počtu druhů pro jednotlivé úrovně společenstva je patrné, že počet druhů se ze zvětšující se plochou zvyšuje, což odpovídá klasické S-A vztahu. Také je zde krásně vidět, že u ploch, kde došlo k prosvětlení je počet druhů na všech úrovních vyšší než u ploch neprosvětlených.



Obr. 11 PCA analýza pro půdní semennou banku (1) a vegetaci (2), jsou zobrazeny i Ellenbergovy indikační hodnoty.



Obr. 12 Druhové bohatství půdní semenné banky a vegetace na jednotlivých úrovních.

6 DISKUZE

6.1 METODIKA STUDIA SEMENNÉ BANKY

Vzorky půdy ke srovnání semenné banky byly sebrány na jaře a na podzim, stejně jako v jiných studiích (Bossuyt et al. 2002), aby byly zajištěny podmínky pro vyklíčení co nejvíce druhů. V podzimním odběru se tak opravdu objevily i druhy, které se ve vzorcích z jara nevyskytovaly. Vzorky byly odebírány do hloubky 10 cm, nicméně podle Hermyho et al. (2002) je lepší odebírat vzorky do hloubky až dvakrát větší, půda v této hloubce stále obsahuje velké množství semen a může poskytnout zajímavé informace o dynamice půdní semenné banky. Pro získání dat byla použita pouze klíčící metoda, plánované vymytí semen a jejich identifikace bohužel nestihla proběhnout. Klíčící metoda má totiž bohužel své nedostatky – kromě časové náročnosti a problematickému určování některých semenáček (některé semenáčky jsem nebyla schopna určit až na druhovou úroveň) není zahrnutá celková druhová bohatost, nelze zajistit takové podmínky, aby vyklíčily všechny přítomné druhy (Decocq et al. 2004, Bossuyt et al. 2002)

6.2 SROVNÁNÍ VEGETACE A PŮDNÍ SEMENNÉ BANKY

Jednou z dílčích hypotéz byl předpoklad, že druhové složení semenné banky prosvětlených a neprosvětlených ploch se bude lišit. Tuto hypotézu se mi nepodařilo potvrdit. Rozdílnost v druhové bohatosti mezi plochami se ukázala jako nesignifikantní. Naproti tomu druhová bohatost bylinného podrostu lesa se mezi oběma skupinami ploch lišila a je patrné, že na prosvětlených plochách byla druhová bohatost vyšší. Tyto výsledky korespondují i s jinými studiemi, ale např. Strubelt et al. (2018) nezaznamenal takto výrazný rozdíl, zřejmě v důsledku toho, že u neprosvětlených ploch byly sice horší světelné podmínky, ale naopak zde byl lepší vlhkostní režim a také zde byla v půdě více živin.

Z výsledků mého výzkumu vyšlo najevo, že druhová bohatost byla u vegetace lesa vyšší než u půdní semenné banky. V druhové bohatosti a druhovém složení semenné banky a vegetací lesa je velká nevyrovnanost poměrně častá, což bylo potvrzeno několika autory (Thompson & Grime 1979, Warr et al. 1994, Decocq et al. 2004, Bossuyt et al. 2002), ale u pařezinových lesů se zdá být tato rozdílnost nižší, zřejmě kvůli světelnému

režimu (Decocq et al. 2004). Druhy okrajů lesa a mýtin, ruderální druhy jsou v semenné bance frekventovanější než ve vegetaci lesa. Výsledky říkají, že půdní semenná banka a vegetace lesa (oba vzorky získány na stejné ploše) sdílejí kolem 36 % druhů, což je více, než se u lesa obecně předpokládá. Zpravidla se udává, že pouze kolem 18 % druhů je přítomno v obou skupinách a druhy, které jsou nejvíce frekventované ve vegetaci, v semenné bance zpravidla chybí a naopak, což může být vysvětleno faktem, že jen některé typicky lesní druhy tvoří dlouhodobou semennou banku (Bossuyt et al. 2002) a mají spíše velká a těžká semena která jsou sice vhodná pro úspěšné uchycení rostliny v lesním prostředí, ale zase se tak hůře dostávají do semenné banky (Decocq et al. 2004). Dříve se předpokládalo, že lesní druhy se rozmnožují převážně vegetativně, a proto nebývají nalezené v semenné bance, nicméně novější studie (Eriksson 1995) ukazují, že typické lesní druhy také často regenerují ze semen. Nepřítomnost semen v semenné bance může být vysvětlena tím, že jsou tato semena uložena pouze do krátkodobé semenné banky a nebo také tím, že nedochází k jejich inkorporaci do půdy a nacházejí se přímo pod listovým opadem. Dalším důvodem, proč se tyto lesní druhy neukážou během klíčícího experimentu, může být jednoduše to, že nebyly splněny podmínky pro jejich klíčení (Bossuyt et al. 2002). Je otázka, proč se druhy, které jsou stínomilné a jsou schopné kvést a plodit za stinných podmínek (např. *Anemone nemorosa*) ve vzorcích nevyskytovaly? Hypotéz hned je několik – nebyly splněny podmínky pro porušení dormance, navíc některá semena jsou více náchylná k poškození. Jako nejvíce pravděpodobný se však jeví názor, že semena takových rostlin nejsou dormantní, tudíž je jejich životnost natolik krátká, že se ani nestihnou dostat do půdní semenné banky (Brown & Oosterhuis 1981).

6.3 PROČ JSOU TYPICKÉ LESNÍ DRUHY TAK MÁLO ZASTOUPENY V PŮDNÍ SEMENNÉ BANCE?

Mezi půdní semennou bankou a vegetací je velká nesourodost (Thompson & Grime 1979, Warr et al. 1994, Eriksson 1995, Bossuyt & Hermy 2001). Ve vegetaci je málo druhů tvořících dlouhodobou půdní semennou banku, a tak je půdní semenná banka tvořena hlavně raně sukcesními druhy, druhy světlin nebo druhy které se dočasně objevují při disturbancích. Z pravých lesních druhů se ve vzorcích vyskytovaly např. *Poa nemoralis*, *Galium odoratum* nebo *Moehringia trinervia*. Jedním z vysvětlení, proč je v půdní semenné bance tak málo typických lesních druhů, je velikost jejich semen. Typické lesní druhy tvoří spíše velká těžká semena, v mé studii půdní semennou banku tvořily hlavně druhy s malými semeny. Stejně jako v jiných studiích (Decocq et al. 2004,

Brown & Oosterhuis 1981) téměř chyběly druhy jarních efemeroidů (kromě *Gagea lutea*). Předpokládá se, že tyto druhy nepotřebují tvořit půdní semennou banku, mají totiž vytvořeny alternativní způsoby propagace (rhizomy, hlízy, cibule) a již si vyvinuly jinou strategii, kterou se vyhýbají zastínění. U stínomilných rostlin se předpokládalo, že nepotřebují semena inkorporovat do půdní semenné banky vzhledem k tomu, že se spíše množí vegetativně, nicméně bylo několika studiemi (Eriksson 1995, Holderegger 1996) prokázáno, že se stejně dobře množí i semeny a že jejich malé zastoupení v datech z půdní semenné banky je způsobeno spíše metodologickými problémy.

Jedním z často pozorovaných druhů bylo *Hypericum* sp. stejně jako u Decocq et al. (2004), či Boissuta et al. (2002). Ale například *Juncus effesus* zmiňovaný ve valné většině článků (např. Decocq et al. 2004, Brown & Oosterhuis 1981, Bossuyt et al. 2002) zde nebyl nalezen vůbec, jak v semenné bance, tak ani ve vegetaci (zřejmě kvůli vlhkostním poměrům). Typické lesní druhy, stejně jako druhy stromů byly v půdní semenné bance zastoupeny málo (pouze ¼ druhů) stejně jako u Decocq et al. (2004), ale na rozdíl od něj se v mých vzorcích vyskytovaly druhy jako *Urtica dioica*, *Chenopodium polyspermum* nebo *Conyza canadensis* (které se mohou vyskytovat v nově založených lesích jako pozůstatek dřívější zemědělské činnosti) (Decocq et al. 2004)

6.4 ODKUD DRUHY PŮDNÍ SEMENNÉ BANKY POCHÁZEJÍ?

Při srovnání druhového složení půdní semenné banky a vegetace na různých prostorových úrovních (lokální až regionální) vyšlo najevo, že je jen velmi malá podobnost v druhovém složení a bohatosti mezi oběma skupinami. Ani rozdíly mezi jednotlivými úrovněmi nebyly příliš markantní. Ani na jedné úrovni podobnost nepřesahovala 1 % (Jaccardův index podobnosti), ve vegetaci vždy bylo druhů výrazně více.

Většina druhů půdní semenné banky (83,3 %) pocházela z vegetace lesa. Tyto výsledky příliš nekorrespondují s výsledky jiných studií, kdy byl tento podíl výrazně nižší (Warr et al. 1994, Eriksson 1995, Bossuyt & Hermy 2001). Tak vysoké číslo může být vysvětleno tím, že v pařezinách se, díky pravidelnému prosvětlování nadrostu, i ve vegetaci nachází poměrně velké množství světlomilných druhů (Strubelt et al. 2018). Odkud ale pochází zbývajících 16,7 % druhů? Je zřejmé, že rodiče těchto semen se nenacházejí ve studovaném společenstvu a to, jak se tyto druhy do půdní semenné banky

dostaly, může být vysvětleno dvěma způsoby. Jednou teorií je, že semena pocházejí ze světlomilných rostlin vyskytujících se zde v minulosti, kdy byly světelné podmínky pro jejich růst příznivější (raná sukcese, aktivní pařezinové hospodaření). Druhým vysvětlením původu semen je disperze z oblastí mimo společenstvo. Je ovšem otázkou, zda by tyto druhy nadále přežily ve vegetaci alespoň jedno vegetační období, jak tvrdí Vandvik & Goldberg (2006). V jejich případě velká část semenáčků těchto druhů zahynula během prvního roku života. To vede k otázce, jak moc se disperze opravdu podílí na lokální diverzitě vegetace vzhledem k tomu, že tyto nelokální druhy často ve vegetaci zcela vymizí. Nicméně i tak je disperze pro společenstva důležitá, protože některé nelokální druhy se přece jenom dožijí reprodukčního věku a jsou schopny se na lokalitě udržet a zapojit se tak do lokálního společenstva, případně je další generace uložena zpět do půdní semenné banky. Decocq et al. (2004) předpokládá, že semena reprezentující druhy rostoucí mimo společenstvo se na stanoviště nedostávají dálkovou disperzí přirozeným způsobem, ale souvisejí s intenzitou probíhajícího managementu – semena jsou na lokalitu přivezeny na strojích používaných k hospodaření na lokalitách.

6.5 DŮSLEDKY PRO OCHRANU PŘÍRODY

Schopnost rostlin uchovat svá semena v podobě půdní semenné banky je pro ochranářskou praxi důležitým prvkem a pokud to styl managementu dovolí, je za její pomoci možné obnovit podmínky podobné těm původním. Je pravda, že stínomilné rostliny příliš půdní semennou banku netvoří, nicméně právě tyto druhy dokáží tolerovat poměrně intenzivní zastínění. Pro tyto druhy je však velikým nebezpečím převedení na jehličnaté lesy, které může vést k jejich ústupu až úplnému vymizení. V podstatě jediným způsobem, jak se mohou na lokalitu navrátit je postupnou a pomalou disperzí z okolí. V tomto mají výhodu světlomilné druhy tvořící dlouhodobou půdní semennou banku – vydrží dlouho čekat na vhodné podmínky, navíc produkují více semen a mají lepší disperzní schopnosti (Brown & Oosterhuis 1981). Naopak Decocq et al. (2004) vnímá půdní semennou banku jako faktor mající negativní vliv na typické lesní druhy. Podle něj není půdní semenná banka zdrojem diverzity typických lesních druhů, ale pouze raně sukcesních a ruderalních. Tato teze je v souladu s jinými výzkumy (Chambers & McMahon 1994, Hermy 1994, Halpern et al. 1999).

Jaký má půdní semenná banka na vegetaci dopad ovšem závisí také na formě managementu, který se provádí. Z toho vyplývají dvě hlavní doporučení pro udržitelný lesní management nejen pařezin. Za prvé by mělo být minimalizováno narušování půdy a za druhé by bylo vhodné používat vždy stejné lesní cesty. Pro obnovu narušeného lesa je také důležitá blízkost nenarušených částí, odkud se mohou šířit lesní druhy (Decocq et al. 2004). Ať už je na pařeziny aplikovaná jakákoliv forma managementu, je zásadní zachovat také stínomilnou flóru, aby byl umožněn rozvoj rozmanitého a přirozeného rostlinného společenstva (Brown & Oosterhuis 1981). Pokud by byly cykly příliš krátké, mohl by dojít k redukci množství typických lesních druhů. Proto je vhodné v pařezinách dbát na nejen na prosvětlování, a tím podporování světlomilných druhů, ale také na zachování stínomilných druhů, které jsou ke změnám náchylnější (Decocq et al. 2004).

7 ZÁVĚR

Mezi vegetací a půdní semennou bankou jsou poměrně velké rozdíly jak ve druhové bohatosti, tak v druhovém složení. V půdní semenné bance bylo nalezeno jen málo typických lesních druhů. V půdě se naopak nacházely druhy světlomilné, většinou raně sukcesní, které se často krátkodobě vyskytují bezprostředně po disturbancích. Druhové složení půdní semenné banky bylo s vegetací porovnáváno na několika úrovních – od lokální úrovně (kruhová plocha o poloměru 1 m v místě odběru vzorků půdní semenné banky), až po regionální úroveň zahrnující všechny druhy nalezené v děvínské dubohabřině. Počet druhů rostlin vyskytujících se ve vegetaci byl výrazně větší než u půdní semenné banky, druhovým složením si byla půdní semenná banka nejvíce podobná s vegetací 4. úrovně (0,79 %), nejméně se druhové složení půdní semenné banky a vegetace podobalo u srovnání půdní semenné banky a trvalých ploch o rozměrech 3,14 m² (0,45 %). Celkově si byly vegetace s půdní semennou bankou podobné jen málo. V půdní semenné bance byly nalezené i druhy, které se ve species poolu lesa vůbec nevyskytovaly, jedná se především o ruderalní druhy s dobrou schopností disperze semen, ale také s vysokými nároky na světlo, což může být důvodem, proč se vyskytují v půdní semenné bance, ale už ne ve vegetaci.

Ze srovnání vegetace prosvětlených a neprosvětlených ploch vyšlo najevo, že u prosvětlených ploch je druhová bohatost oproti neprosvětleným vyšší. Rozdílnost druhové bohatosti půdní semenné banky prosvětlených a neprosvětlených ploch se naopak nepotvrdila jako signifikantní a předpoklad, že mezi plochami budou na úrovni půdní semenné banky se nepotvrdil, nicméně u prosvětlených ploch bylo více vyklíčených semen, a i druhová bohatost byla mírně vyšší.

Do budoucna je v plánu doplnit data získaná za pomoci klíčící metody o data vzniklá promýváním půdních vzorků a určováním semen, čímž by se mělo množství semen (a možná i druhů) nalezených v půdní semenné bance zvýšit. Tím by byly získány přesnější výsledky, u kterých by mohly být rozdíly výraznější. Také je v plánu ke konci roku 2020 vytvořit na základě těchto výsledků rukopis článku. Získaná data o půdní semenné bance budou dále využita v rámci dlouhodobějších projektů Botanického ústavu AV ČR probíhajících na této lokalitě. Bylo by také určitě zajímavé provádět odběry na

lokality opakovaně a porovnávat je mezi sebou a s vegetací, či sledovat osud vyklíčených semenáčků.

8 CITOVANÁ LITERATURA

- Amezaga, I., & Onaindia, M. (1997). The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations on the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecography*, 308-318.
- Bakker, J. P. (1989). *Nature management by grazing and cutting*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Beranová, P. (2008). *Stručný manuál k ovládní programu STATISTICA*. Praha: StatSoft CR.
- Bossuyt, B., Heyn, M., & Hermy, M. (2002). Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecology*, stránky 33-48.
- Brown, A. H., & Oosterhuis, L. (1981). The role of buried seed in coppicewoods. *Biological Conservation*, stránky 19-38.
- Buckley, G. (1992). *Ecology and Management of Coppice Woodlands*. Dordrecht: Springer.
- Csontos, P., & Tamás, J. (2003). Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Science Research*, stránky 101-111.
- Decocq, G., Valentin, B., Toussaint, B., Hendoux, F., Saguez, R., & Bardat, J. (2004). Soil seed bank composition and diversity in a managed temperate deciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, stránky 2485-2509.
- During, H. J. (2001). New Frontiers in Bryology and Lichenology. *The Bryologist*, stránky 92-97.
- Eriksson, O. (1995). Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effect of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora*, stránky 65-70.
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Forget, P.-M., Lambert, J. E., Hulme, P. E., & Vander Wall, S. B. (2004). *Seed Fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment*. Wallingford: CABI.

- Garwood, N. C. (1989). Tropical soil seed banks: a review. V M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson, *Ecology of soil seed banks* (stránky 149-209). San Diego: Academic Press.
- Grime, J. P. (1981). The role of seed dormancy in vegetation dynamics. *Annals of Applied Biology*(98), stránky 555-558.
- Grubb, P. J. (1988). The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales. *Annals Zoologici Fennici*(25), stránky 23-36.
- Halpern, C. B., Evans, S. A., & Nielson, S. (1999). Soil seed bank in young closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: potential contributions to understory reinitiation. *Canadian Journal of Botany*, stránky 922-935.
- Hédl, R., Kopecký, M., & Komárek, J. (2010). Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, stránky 267-276.
- Hédl, R., Riedl, V., & Chudomelová, M. (2018). Obnova biodiverzity pařezin v NPR Děvín-Kotel-Soutěska. V I. Jongepierová, P. Pešout , & K. Prach, *Ekologická obnova v České republice II* (stránky 32-36). Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky.
- Heinken, T. (2019). *European Forest Plant Species List*. Načteno z figshare. Dataset: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.8095217.v1>
- Hennekens, S. M., & Schaminée, J. H. (2001). TURBOVEG, a comprehensive data base. *Journal of Vegetation Science*,, 589-591.
- Hermý, M. (1994). Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. V T. Boyle, & C. Boyle, *Biodiversity, temperate ecosystems, and global change* (stránky 123-144). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Hermý, M. (1994). Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. V T. J. Boyle, & C. E. Boyle, *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change* (stránky 123-144). Berlin: Springer-Verlag.

- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J. E. (1999). An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation*, stránky 9-22.
- Hill, M. O., & Stevens, P. A. (1981). The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. *The Journal of Ecology*, stránky 693-709.
- Hopfensperg, K. N. (2007). A review of similarity between seed bank and stand vegetation across ecosystems. *Oikos*, stránky 1438-1448.
- Chambers, J. C., & McMahon, J. A. (1994). A day in life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, stránky 263-292.
- Chytrý, M. (2013). *Primulo veris-Carpinetum betuli* Neuhäusl et Neuhäuslová-Novotná 1964. V M. Chytrý, *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* (stránky 233-236). Praha: Academia.
- Jankowska-Błaszczuk, M., Kwiatkowska, A. J., Panufnik, D., & Tanner, E. (1998). The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Białowieża Primeval Forest. *Plant Ecology*, stránky 105-118.
- Koncz, G., Papp, M., Török, P., Kontroczó, Z., Krakomperger, Z., Matus, G., & Tóthmérész, B. (2010). The role of seed bank in the dynamics of understorey in an oak forest in Hungary. *Acta Biologica Hungarica*, stránky 109-119.
- Leckie, S., Vellend, M., Bell, G., Waterway, M. J., & Lechowicz, M. J. (2000). The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*, 181-192.
- Miklín, J. (2012). Atlas of Pálava protected landscape area. *Journal of Maps*, stránky 492-498.
- Müllerová, J., Hédl, R., & Szabó, P. (2015). Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. *Forest Ecology and Management*, 88-100.

- Müllerová, J., Szabó, P., & Hédli, R. (2014). The rise and fall of traditional forest management in southern Moravia: A history of the past 700 years. *Forest Ecology and Management*, 104-115.
- Nakagoshi, N. (1985). *The Population Structure of Vegetation*. Dordrecht: Springer.
- Packham, J. R., Harding, D. J., Hilton, G. M., & Stuttard, R. A. (1992). *Functional ecology of woodlands and forests*. Springer Science & Business Media.
- Packham, J. R., Harding, D. J., Hilton, G. M., & Stuttard, R. A. (1992). *Functional Ecology of Woodlands and Forests*. Springer Science & Business Media.
- Peterken, G. F., & Game, M. (1984). Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *The Journal of Ecology*, stránky 155-182.
- Plue, J., & Cousins, S. (2013). Temporal dispersal in fragmented landscapes. *Biological Conservation*, 250-262.
- Plue, J., De Frenne, P., Acharya, K., Brunet, J., Chabrierie, O., Decocq, G., . . . Cousins, S. (2017). Where does the community start, and where does it end? Including the seed bank to reassess forest herb layer responses to the environment. *Journal of Vegetation Science*, 424-435.
- Plue, J., Van Gils, B., Peppler-Lisbach, C., De Schrijver, A., Verheyen, K., & Hermy, M. (2010). Seed-bank convergence under different tree species during forest development. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 211-218.
- Pugnaire, F., & Valladares, F. (2007). *Functional plant ecology*. CRC press.
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Načteno z <http://www.R-project.org/>
- Radke, A., Ambraß, S., Zerbe, S., Tonon, G., Fontana, V., & Ammar, C. (2013). Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 308-317.

- Roleček, J., Vild, O., Sladký, J., & Řepka, R. (2017). Habitat requirements of endangered species in a former coppice of high conservation value. *Folia Geobotanica*, stránky 59-69.
- Saatkamp, A., Poschlod, P., & Venable, D. L. (2013). The Functional Role of Soil Seed Banks in Natural Communities. V R. S. Gallagher, *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: Cabi.
- Skalický, V. (1997). Regionálně fytogeografické členění. V S. Hejný, & B. Slavík, *Květena České republiky 1*. Praha: Academia.
- Strubelt, I., Diekmann, M., Griese, D., & Zacharias, D. (2018). Inter-annual variation in species composition and richness after coppicing in a restored coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, stránky 132-139.
- Thompson, K. (1987). Seeds and seed banks. *New Phytologist*, stránky 23-34.
- Thompson, K. (1993). Persistence in soil. V G. A. Hendry, & J. P. Grime, *Methods in comparative plant ecology: A laboratory manual* (stránky 199–202). London: Chapman & Hall.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 893-921.
- Thompson, K., Band, S. R., & Hodgson, J. G. (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional*, 236-241.
- Tiebel, K., Huth, F., & Wagner, S. (2018). Soil seed banks of pioneer tree species in European temperate forests: a review. *Iforest - Biogeosciences and Forestry*, stránky 48-57.
- Tichý, L. (2002). JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 451-453.
- Van Calster, H., Baeten, L., Verheyen, K., De Keersmaecker, L., Dekeyser, S., Rogister, J., & Hermy, M. (2008). Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, stránky 519–528.

- Van Calster, H., Chevalier, R., Van Wyngene, B., Archaux, F., Verheyen, K., & Hermy, M. (2008). Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science*, stránky 251-260.
- Vandvik, V., & Goldberg, D. E. (2006). Sources of Diversity in Grassland Metacommunity: Quantifying the Contribution of Dispersal to Species Richness. *The American Naturalist*, stránky 157-167.
- Vandvik, V., Klanderud, K., Meineri, E., Måren, I. E., & Töpper, J. (2005). Seed banks are biodiversity reservoirs: species-area relationships above versus below ground. *Oikos*, stránky 218-228.
- Wang, N., Jiao, J., Du, H., Wang, D., Jia, Y., & Chen, Y. (2013). The role of local species pool, soil seed bank and seedling pool in natural vegetation restoration on abandoned slope land. *Ecological Engineering*, stránky 28-36.
- Warr, S., Kent, M., & Thompson, K. (1994). Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *Journal of Biogeography*, stránky 151-168.
- Yoshida, T., & Tomohiko, K. (1997). The stand dynamics of a mixed coppice forest of shade-tolerant and intermediate species. *Forest Ecology and Management*, stránky 35-43.

9 PŘÍLOHY

Druh semenné banky	Prosvětlené plochy											Neprosvětlené plochy															
	NDV1	NDV2	NDV3	NDV4	NDV5	NDV6	NDV7	NDV8	NDV11.6	NDV11.7	NDV12.4	NDV12.6	NDV12.7	NDV13.5	NDV14.4	NDV7.4	NDV8.3	NDV8.4	NDV8.5	NDV8.6	NDV9.3	NDV9.4	NDV9.6	NDV9.8.4	NDV10.5	NDV13.4	NDV13.3
<i>Alga renensis</i>																											
<i>Anaranthus retroflexus</i>																											
<i>Bromus benekenii</i>																											
<i>Chlamydomonas epigejos</i>																											
<i>Capsella bursa pastoris</i>																											
<i>Cardamine sp.</i>																											
<i>Carex muricata agg.</i>																											
<i>Carex sp.</i>																											
<i>Carpinus betulus</i>																											
<i>Cirsium arvense</i>																											
<i>Comiza canadensis</i>																											
<i>Dactylis polygama</i>																											
<i>Epiobium obscurum</i>																											
<i>Eruca sativa</i>																											
<i>Euphorbia pepus</i>																											
<i>Fallopia convolvulus</i>																											
<i>Gagea lutea</i>																											
<i>Gallium aparine</i>																											
<i>Gallium odoratum</i>																											
<i>Geum urbanum</i>																											
<i>Glechoma hirsuta</i>																											
<i>Hedera helix</i>																											
<i>Hypericum hispidum</i>																											
<i>Hypericum montana</i>																											
<i>Hypericum perforatum</i>																											
<i>Chelidonium majus</i>																											
<i>Chenopodium album agg.</i>																											
<i>Chenopodium hybridum</i>																											
<i>Chenopodium polygammum</i>																											
<i>Lamium album</i>																											
<i>Lamium maculatum</i>																											
<i>Lamium purpureum</i>																											
<i>Lathyrus niger</i>																											
<i>Linaria vulgaris</i>																											
<i>Medicago lupulina</i>																											
<i>Medicago sativum</i>																											
<i>Moehringia trinervia</i>																											
<i>Plantago major</i>																											
<i>Poa annua</i>																											
<i>Poa nemoralis</i>																											
<i>Reseda lutea</i>																											
<i>Robinia pseudoacacia</i>																											
<i>Salix sp.</i>																											
<i>Scrophularia nodosa</i>																											
<i>Setaria glauca</i>																											
<i>Silene alba ssp. latifolia</i>																											
<i>Sonchus asper</i>																											
<i>Sonchus oleraceus</i>																											
<i>Taraxacum sect. taraxacum</i>																											
<i>Tilia platyphyllos</i>																											
<i>Tritolium compreste</i>																											
<i>Urtica dioica</i>																											
<i>Veronica chamaedrys</i>																											
<i>Veronica sublobata</i>																											
<i>Vicia cracca</i>																											
<i>Vicia pisiformis</i>																											
<i>Vicia tetrasperma</i>																											
<i>mrtvý semennák</i>																											

Tab. 3 Druhové složení půdní semenné banky a početnost jednotlivých druhů ve vzorcích.