Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Vliv kosení na populační dynamiku silně ohroženého druhu *Pseudorchis albida* (Orchidaceae)

Diplomová práce

Bc. Zuzana Štípková

školitelka: RNDr. Jana Jersáková, Ph.D.

České Budějovice 2013

Štípková, Z. (2013): Vliv kosení na populační dynamiku silně ohroženého druhu *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). [Effect of mowing on population dynamics of a highly endangered species *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). Mgr. Thesis, in Czech.] – 61 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The first part of this thesis is a review on endangered species and population dynamics of orchids. The second part consists of my research of population dynamics and management of *Pseudorchis albida* populations in Šumava mountains.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 26. dubna 2013. .....

Bc. Zuzana Štípková

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala všem, kteří se jakoukoliv měrou podíleli na vzniku této práce. Velké díky patří mé školitelce Janě Jersákové za trpělivost při zpracovávání dat a také Zuzaně Münzbergové za pomoc a zasvěcení do programu MATLAB. Dále bych chtěla poděkovat Janu „Šuspovi" Lepšovi a Františku Sládečkovi za pomoc při zpracování statistických dat. Také mé díky patři Luboši Čepovi, Milanu Kotilínkovi a Isabele Okřinové za pomoc při kosení lokalit a odstraňování biomasy z ploch.

Dále bych chtěla poděkovat všem, kteří mi pomáhali s úpravou a korekturou textu, zejména Lucii Kittlové a Michaele Syrové. Velký dík také patří mé rodině a kamarádům, kteří přežili psaní této práce ve zdraví a podporovali mě ve chvílích, kdy to bylo nejvíce potřeba.

Nakonec bych chtěla pracovišti CHKO a NP Šumava v Kašperských Horách za poskytnutí ubytování při sběru dat v terénu.

Obsah práce

1. ÚVOD ... **1**

2. LITERÁRNÍ REŠERŠE ... **4**

2.1 Životní cyklus orchidejí ... 4

2.1.1 Orchidejová semena ... 4

2.1.2 Klíčení orchidejí ... 5

2.1.3 Dormance ... 5

2.2 Populační dynamika orchidejových populací a faktory ji ovlivňující ... 7

2.2.1 Klimatické podmínky ... 7

2.2.2 Herbivorie ... 8

2.2.3 Vliv managementu ... 8

2.3 Analýza životaschopnosti populace – PVA ... 9

2.4 Maticové modely ... 10

3. CÍLE PRÁCE ... **14**

4. METODIKA ... **15**

4.1 Modelový druh ... 15

4.2 Studované populace ... 18

4.3 Popis experimentu ... 19

4.4 Konstrukce přechodových matic ... 21

4.5 Analýza dat ... 23

5. VÝSLEDKY ... **25**

5.1 Populační dynamika druhu *Pseudorchis albida* ... 25

5.2 Vliv reprodukce na populační růst ... 26

5.3 Kritická stádia životního cyklu ... 28

5.4 Vliv kosení na populace druhu *Pseudorchis albida* ... 35

6. DISKUZE ... **41**

6.1 Životní cyklus a populační dynamika druhu *Pseudorchis albida* ... 41

6.2 Vliv reprodukce na populační růst ... 43

6.3 Kritická stádia životního cyklu ... 44

6.4 Vliv kosení na populace druhu *Pseudorchis albida* ... 44

7. ZÁVĚR A DOPORUČENÍ PRO OCHRANU DRUHU ... **47**

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY ... **48**

9. PŘÍLOHY ... **57**

1. ÚVOD

Díky vzácným druhům rostlin se ptáme na mnoho otázek týkajících se jejich evoluce, přetrvání a managementu. Od začátku 19. století formulovali biologové nejrůznější hypotézy ohledně podstaty vzácných taxonů – popsali různé kategorie vzácnosti a pokoušeli se objevit specifické životní charakteristiky typické právě pro vzácné druhy (Fiedler 1987). Vědci se již dlouhou dobu zabývají otázkami, proč jsou některé druhy vzácné a jiné běžné, ale zatím na ně nebyla nalezena adekvátní odpověď. Právě pochopení této druhové vzácnosti a procesů, které ji podmiňují, jsou jedny z nejdůležitějších informací pro možnost zachování vzácných a ohrožených druhů (Gabrielová et al. 2011). K odlišení běžných druhů od těch vzácných a dále kriticky ohrožených se např. používá míra úbytku počtu lokalit v čase. Např. kriticky ohrožené druhy (C1) jsou definovány 80 % úbytkem populací v posledních deseti letech (Černá et al. 2011) a jsou to většinou malé, kompetičně slabé druhy, které rostou na otevřených a nezastíněných stanovištích s nízkou produktivitou. To indikuje, že možné příčiny ohrožení se skrývají spíše ve stanovištních nárocích druhů než v jejich biologických vlastnostech (Gabrielová et al. 2011).

Není žádným tajemstvím, že v průběhu několika minulých století se biodiverzita Země značně snížila a pro mnoho druhů se zvýšila hrozba vymření (Koopowitz et al. 2003). V současné době je v Evropě asi tisíc rostlinných druhů považováno za ohrožené (Heinken-Šmídová 2012). K získání takovéhoto statusu či dokonce k vymření celé populace druhů může přispět velké množství faktorů (Heinken-Šmídová 2012). Některé tyto faktory mohou být specifické pro určitý rostlinný druh, např. úzká specializace na opylovače a mykorhizní houby, ale mezi hlavní faktory ovlivňující životaschopnost populací mnoha druhů patří kvalita stanoviště, velikost populací a jejich genetická diverzita (Heinken-Šmídová 2012). Právě změna v kvalitě biotopu je považována za nejdůležitější faktor ovlivňující životaschopnost populací (Brys et al. 2005).

Jedna z nejpoužívanějších metod pro zjišťování životaschopnosti populace je analýza životaschopnosti populace, PVA. PVA umožňuje vyhodnotit přežívání populací na základě kombinace empirických dat a modelačních scénářů, je také velice užitečná při porovnávání různých typů managementu, populací a biotopů. Těchto výsledků se užívá jako vodítka pro ochranu a management rostlinných populací (Menges 2000) a dále pro podklady k vytvoření správného záchranného programu určitého ohroženého druhu (Marhoul et al. 2003).

V případě významného poklesu velikosti populace není často jasné, jaká část životního cyklu je nejvíce zasáhnuta a tudíž jaká část by měla být cílem záchranných kroků (Dostálek 2009). Abychom mohli správně naplánovat záchranný program pro určitý ohrožený druh, tak je potřeba znát jeho populační biologii, genetiku a ekologii do detailů. Kombinace těchto faktorů nám pomůže vytvořit celkový obrázek různých vlivů, které se dotýkají celého chování druhu. Také potřebujeme porozumět rozdílům mezi různými geografickými oblastmi, abychom byli schopni přenést získané znalosti z jedné oblasti do dalších (Dostálek 2009). Bohužel i přes množství populačních studií, které byly v minulých letech publikovány, máme velice málo informací spojující různé populační faktory s životním cyklem rostlin.

Bohužel smutným faktem naší doby je, že orchideje jsou asi nejohroženější čeledí v rostlinné říši (Dykyjová 2003). Je to jedna z největších skupin kvetoucích rostlin (Cribb et al. 2003) čítající nejméně 24 000 druhů a celá čeleď Orchidaceae je zahrnuta v Appendixu II úmluvy CITES (Fay, Chase 2009). Některé druhy této čeledi jsou známy svou extrémní specializací např. na druh opylovače (Fay, Chase 2009) a také vzácností, a proto jsou často cílovou skupinou ochranářských studií. Změna krajiny a destrukce vhodného biotopu (Cribb et al. 2003; Sletvold et al. 2010; Bucharová et al. 2012) spolu s odlesňováním a úbytkem opylovačů (Koopowitz et al. 2003) jsou totiž stále rychlejší než pokusy o záchranu vstavačovitých (Dykyjová 2003), a proto by některé druhy této skupiny mohly být vyhubeny (Fay, Chase 2009). Krokem kupředu v záchraně orchidejí by mohly být mimo jiné i tzv. orchidejové zahrady. Jedná se o introdukční zahrady ve volném terénu, kam mohou být orchideje přenášeny a přesazovány i s půdou z původních míst, které by měly být zničeny. Orchidejové zahrady můžeme najít například v Německu, Holandsku, Austrálii či Peru (Farrell, Fitzgerald 1989; Dykyjová 2003; Nash et al. 2003).

Vstavačovité jsou nedílnou součástí naší přírody. Původně se vyskytovaly v přirozených lesích, na přirozeném bezlesí, a na místech s přirozenou disturbancí. Příchod člověka a s ním spojená intenzifikace zemědělství a lesnictví v 1. pol. 19. stol. způsobila zánik většiny přirozených a polopřirozených stanovišť našich orchidejí (Jersáková, Kindlmann 2004). I přesto se ale v naší flóře stále vyskytuje asi 63 druhů orchidejí (Štěpánková 2010).

Mezi ohroženými druhy orchidejí v ČR můžeme najít i druh *Pseudorchis albida*. Její ohrožení spočívá hlavně v absenci tradičního hospodaření na jejích lokalitách a také ve ztrátě jejích přirozených biotopů (Reinhammar et al. 2002). Je to druh vysokohorských trávníků a pastvin (Reinhammar et al. 2002) a právě zarůstání těchto biotopů způsobilo ztrátu mnoha dřívějších lokalit tohoto druhu (Reinhammar, Hedrén 1998). Cílem této práce je vytvořit populační model pro druh *Pseudorchis albida* a otestovat, zda absence disturbance simulovaná kosením může vysvětlit velký úbytek jejích lokalit.

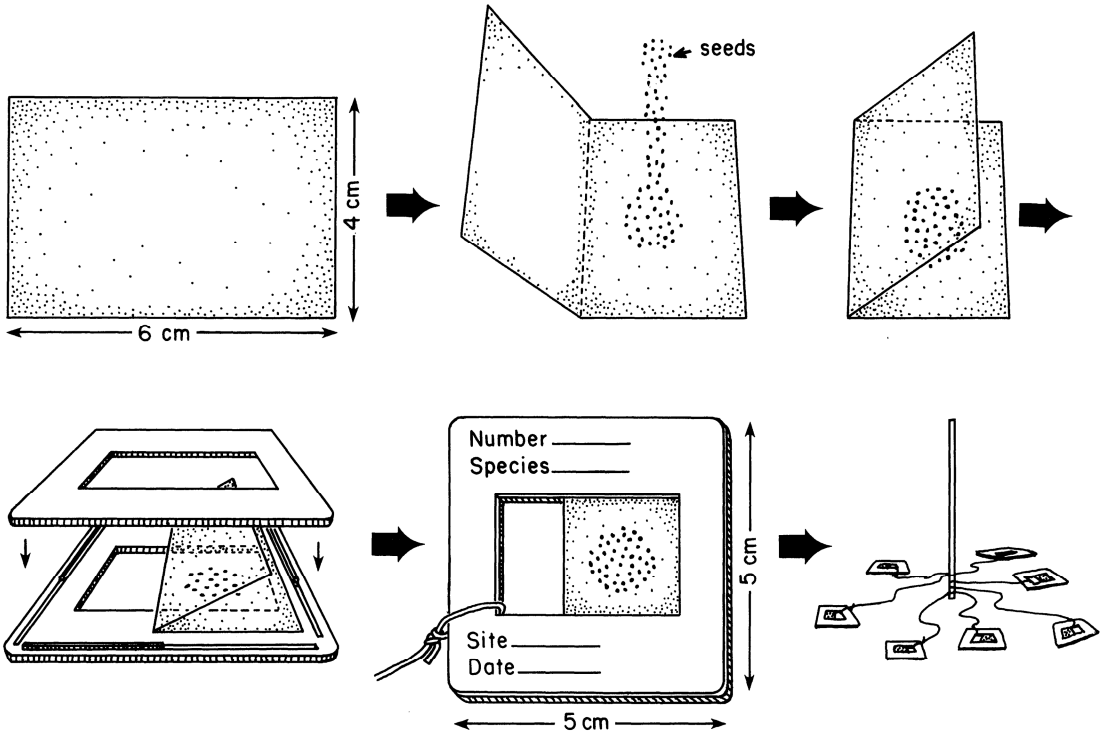
2. LITERÁRNÍ REŠERŠE

2.1 Životní cyklus orchidejí

Pro porozumění celkovému chování populací vzácných druhů potřebujeme mít nutně k dispozici detailní informace o celém životním cyklu daného druhu (Brys et al. 2005; Dostálek 2009).

2.1.1 Orchidejová semena

Orchideje mají oproti ostatním kvetoucím rostlinám velkou výhodu v tom, že jejich semena jsou velice lehká, dobře roznášená větrem a produkovaná v obrovském množství (Willems, Bik 1991; Jersáková, Malinová 2007), a proto mohou lépe obsadit nová vhodná místa (Willems, Bik 1991). Semena obsahují jen nepatrné množství zásobních látek a kvůli jejich velikosti je ale naopak velice složité s nimi zacházet a sledovat jejich vývoj v půdě (Rasmussen, Whigham 1993; Jersáková, Malinová 2007). Proto Rasmussen a Whigham (1993) vyvinuli tzv. rámečkovou metodu pro přímé sledování klíčení miniaturních semen v půdě. Díky této metodě je možné provádět studie týkající se klíčení orchidejí *in situ* a pozorovat růst a mortalitu semenáčků. Tato technika nám také umožňuje zkoumat vztah mezi místem, kde jsou semena vyseta, dostupností příslušných hub infikující semeno a vývojem semene v půdě (konstrukce rámečku viz. Obr. 1). Výhodou této metody je, že ji můžeme použít jak pro orchideje, tak i pro ostatní druhy rostlin s miniaturními semeny, ale bohužel stále nezjistíme informace o důležitém přechodu z protokormu na nadzemní semenáček. Semena druhů s trvalou semennou bankou mohou v půdě přežít více než jeden rok (Schopp-Guth et al. 1994). U semen orchidejí mírného pásu je doba semenné banky různorodá, životnost semen v půdě se může pohybovat od jednoho až po 4,5 roku (McKendrick et al. 2000; Rasmussen et al. 2011), ale např. u některých severoamerických druhů byla zjištěna doba přetrvání semen v půdě i sedm let (Whigham et al. 2006). Orchidejová semena jsou sice velice dobře adaptována na roznášení pomocí větru, ale velice málo je známo o jejich osudu po rozptýlení (Hutchings 1989).



Obr. 1: Konstrukce rámečků se síťovinou pro vysévání miniaturních semen (převzato z Rasmussen, Whigham 1993).

2.1.2 Klíčení orchidejí

Úspěšné klíčení a tvorba nových semenáčků jsou zásadní stádia životního cyklu orchidejí (Jersáková, Malinová 2007). Vzhledem k tomu, že embrya orchidejových semena obsahují jen minimum zásobních látek, tak pro jejich úspěšné vyklíčení a vznik nových semenáčků jsou nutně důležité jejich mykorhizní houby (Rasmussen, Whigham 1993; Whigham et al. 2006; Jersáková, Malinová 2007). Vývoj orchidejových protokormů je velice pomalý proces (Hutchings 1989) a pravděpodobnost, že semeno doroste až do nadzemního semenáčku, je extrémně nízká – je uváděno, že méně než 1 % semen se dostane do stádia nadzemního semenáčku (Batty et al. 2001).

U orchidejí je také známa jejich dlouhověkost, jen doba do prvního kvetení rostliny je u našich orchidejí odhadována na 5-15 let (Průša 2005). Zejména u silně či zcela mykotrofních druhů je celý ontogenetický vývoj odhadován na 10 i více let a např. u druhu *Listera ovata* byla délka života odhadnuta až na 70 let (Jersáková, Kindlmann 2004).

2.1.3 Dormance

Jedním z nejdůležitějších faktorů, který ovlivňuje dynamiku orchidejových populací, je bezesporu dormance. Ta může souviset s klimatickými podmínkami (Shefferson et al.

2001; Rohde, Bhalerao 2007) a s nimi spojenou odpovědí na nějaké stresové podmínky (Shefferson et al. 2005; Shefferson 2009). Je to stav, při kterém dospělá rostlina netvoří žádné nadzemní orgány po dobu jedné či více vegetačních sezón (Lesica, Steele 1994; Shefferson 2002; Shefferson et al. 2005), jen malé množství rostlin se objevuje nad zemí každoročně (Coates et al. 2006). Při dormanci rostlina většinou sníží či úplně pozastaví svůj metabolismus na určitou dobu a může proto nepřízeň podmínek lépe přežít. Ale na druhou stranu rostlina není schopna fotosyntézy během svého vegetačního období a tudíž se může zvýšit pravděpodobnost jejího úmrtí v dalších letech, kdy se objeví nad zemí. Vzhledem k tomu, že si takováto rostlina není schopna obstarat veškeré živiny sama, musí si je zajistit z podzemí od svých mykorhizních partnerů (Shefferson et al. 2003; Shefferson 2006; Shefferson 2009).

Dormance se objevuje i u mnoha jiných rostlinných čeledí než jen u Orchidaceae (např. u Asteraceae, Liliaceae, Ranunculaceae, u kapradin či ostřic) (Shefferson 2006, 2009) a může vzniknout v případě, že náklady na vytvoření nadzemních orgánů převáží zisky, které by z nich rostlina měla (Shefferson 2009). Pro jedinou rostlinu (*Epipactis albensis*) byla monitorována doba dormance až 11 let (Rydlo 1995), ale například u druhu *Cypripedium calceolus* trvala dormance většinou pouze jeden rok a doby 2 či 3 let byly u toho druhu výjimečné (Shefferson et al. 2001). Na základě dalších studií určili Shefferson et al. (2001), že maximální doba dormance u orchidejí v mírném podnebném pásu není delší než 5 let. Podle Sheffersona (2006) jsou více náchylné k dormanci mladší a menší rostliny, protože jsou více citlivé ke změnám životních podmínek, než rostliny starší a větší. I přes relativně vysoký počet studií zabývajících se alespoň částečně efektem dormance je stále délka této podzemní fáze pro mnoho druhů neznámá (Sletvold et al. 2010).

Také jsou popisovány různé důsledky působení dormance na rostliny. Druhy s kratší délkou života většinou po fázi dormance umírají (Kull 2002). Některé druhy mohou po tomto stádiu více kvést a zvýšit tvorbu semen, ale u některých se může stát pravý opak (Shefferson 2009). Dormance má na rostliny jak pozitivní, tak i negativní vlivy (Shefferson 2009) a tudíž nemůžeme s jistotou říci, zda je rostlinám prospěšná nebo naopak. Pro podrobné zkoumání délky a vlivu dormance na rostliny je potřeba dlouhodobých studií (Shefferson 2002).

2.2 Populační dynamika orchidejových populací a faktory ji ovlivňující

Populační dynamika rostlin byla dlouho dobu opomíjenou záležitostí (Fiedler 1987), až v několika posledních letech se zájem o tuto problematiku zvýšil. I přes relativně vysoký počet populačních studií máme stále velice nejasný obrázek o chování jednotlivých druhů, obzvláště o jejich prvotních stádiích (Willems, Bik 1991).

Výsledky populačních studií nám pomohou určit kritická životní stádia a rozhodnout se, které stádium by mělo být prvotně chráněno v případě poklesu populace (Dostálek 2009). Ale je důležité si uvědomit, že prokazatelný rozdíl v jednotlivém stádiu životního cyklu nemusí nutně znamenat prokazatelný rozdíl v celkové dynamice populace (Münzbergová 2005, 2006). Je také užitečné studovat populační dynamiku druhu v různých částech jeho areálu, protože pochopení životního cyklu v jedné části areálu může pomoci k pochopení chování další populace stejného druhu v jiné části areálu (Dostálek 2009).

Jedna z nejlepších metod, jak analyzovat chování populace, je sběr dat týkající se populační struktury a její dynamiky na trvalých plochách (Kull, Kull 1991; Münzbergová, Ehrlén 2005). Při tomto způsobu vyznačíme na lokalitě malé oblasti, většinou čtvercové, které si označíme trvalými značkami, v nichž sledujeme všechny jedince určitého druhu (Jersáková, Kindlmann 2004). Označení umožňuje vracet se ke stejné rostlině i v následujících letech (Wells 1967; Willems 1982; Jacquemyn 2007). U většiny studií byly data sbírány jednou ročně, aby zbytečně nedocházelo k narušování míst s populacemi (Vanhecke 1991; Willems, Bik 1991; Kull 2002), a v době, kdy byly rostliny v květu (Waite, Hutchings 1991; Shefferson 2002).

2.2.1 Klimatické podmínky

Populační dynamiku orchidejí různou měrou ovlivňuje mnoho faktorů. Jejich vývoj může být ovlivněn globálními změnami počasí i variabilitou místních klimatických podmínek (Willems, Bik 1991). Například Hutchings (1989) ve své práci na druhu *Ophrys sphegodes* přičítá rychlý úbytek populací druhu a tudíž i redukci geografického rozšíření právě zhoršujícím se klimatickým podmínkám společně s destrukcí jeho habitatu.

Mezi nejpoužívanější ukazatele vlivu klimatických podmínek patří průměrná teplota a úhrn srážek za určité období (Wells 1967). Wells (1967) zjistil negativní vliv sucha na pravděpodobnost kvetení u populace *Spiranthes spiralis*, které dříve pozorovány nebyly, ale např. vliv klimatu na výšku květonosného stonku zjištěn nebyl. Janečková et al. (2006) zjistili, že velikost listové plochy je v určitém období negativně a v jiném pozitivně závislá na množství srážek. Vliv klimatických podmínek je ale často otázkou relativně krátkých

extrémních výkyvů např. intenzivního sucha či mrazu, které mohou populaci způsobit vážné poškození (Vanhecke 1991).

Na kvetení má vliv nejen klima, ale i celková energetická náročnost tvorby květních stvolů a následně semen. Teorie životního cyklu předpokládá, že se vyskytuje trade-off mezi aktuální reprodukcí a budoucím růstem rostliny. To znamená, že pokud rostlina vytvořila v jedné sezóně velké množství semen, tak v následující sezóně nemusí tato rostlina vůbec kvést a může mít i menší vzrůst než v předchozí sezóně (Kull 2002).

2.2.2 Herbivorie

Další komplikací může být i spásání rostlin. Herbivorie nadzemních částí má dramatický vliv na tvorbu květů v dalším roce. Pokud je kvetoucí rostlina zbavena listů, tak v dalším roce nekvete (Willems, Bik 1991). Aplikace herbivorů na biotopy s orchidejovými populacemi může mít ale i pozitivní vliv, mnohdy záleží na tom, jaký typ zvířete lokalitu spásá. Například Waite a Hutchings (1991) ve své studii na druhu *Ophrys sphegodes* zjistili, že během spásání lokalit skotem populace rapidně poklesla a její mortalita převyšovala přírůstek rostlin. Ale jakmile byla lokalita spásána ovcemi, tak se situace obrátila a velikost populace se začala zvyšovat. Janečková et al. (2006) uvádějí, že lokality s *Dactylorhiza majalis* byly narušeny divokými prasaty, která spásala hlízy orchidejí, a srnčí zvěří likvidující nadzemní produkci orchidejí. Požírání pupenů či jiných nadzemních částí může u některých rostlin zvýšit možnost vstupu do dormantní fáze (Tamm 1972).

2.2.3 Vliv managementu

Vliv na populační dynamiku rostlin má samozřejmě i aplikace managementu. Určení optimálního managementu pro určitý ohrožený druh je jedna z nejdůležitějších věcí v ochraně ohrožených druhů (Bucharová et al. 2012). Velké množství druhů orchidejí jsou spojeny s tradiční zemědělskou krajinou (Sletvold et al. 2010), s loukami a pastvinami vytvořenými člověkem (Jersáková et al. 2002) a je jasné, že jejich další osud závisí právě na správném typu managementu (Sletvold et al. 2010). Ale i po nastolení nového managementového režimu není vždy jednoduché rozhodnout, zda zkoumaná populace na tuto změnu reaguje příznivě a jak se změnila její populační dynamika (Waite, Hutchings 1991). Efekt managementu aplikovaný na orchidejové populace se nejlépe určuje díky dlouhodobému monitoringu jejich lokalit (Janečková et al. 2006). Jeden z nejvíce užívaných managementových zásahů je kosení lokalit, které může snížit zastínění orchidejí a jejich

kompetici s ostatními druhy (Janečková et al. 2006). Sletvold et al. (2010) zjistili, že kosení lokalit druhu *Dactylorhiza lapponica* jednou za dva roky po rozptylu semen pozitivně ovlivnilo vznik nových semenáčků a mělo mírný vliv na přežívání dospělců, růst populace a pravděpodobnost kvetení v dalším roce.

2.3 Analýza životaschopnosti populace – PVA

Analýza životaschopnosti populace (PVA) je široce užívaný nástroj v biologii ochrany (Reed et al. 2002) založený na kombinaci empirických dat a modelačních scénářů (Menges 2000). Díky této analýze můžeme předvídat, zda bude populace přetrvávat po určitý čas dále do budoucnosti (Boyce 1992). PVA je významná a užitečná analýza při zkoumání nevyřešených otázek týkajících se biologie ochrany ohrožených druhů (Brook et al. 2000; Ellner et al. 2002) a při porovnávání různých možností managementu (Boyce 1992; Brook et al. 2000; Menges 2000; Coulson et al. 2001; Reed et al. 2002; Münzbergová, Ehrlén 2005).

Na rozdíl od živočišných PVA, rostlinné PVA jsou velice často založeny na maticových modelech klasifikovaných dle velikosti nebo stádia rostliny. Mnoho studií na rostlinných PVA byla krátkého trvání (průměrná délka studie rostlinné PVA činí pouze 4 roky) a první studie zahrnovaly pouze jeden druh a pár populací (Menges 2000). Rostlinná PVA je limitována nedostatkem přesných a spolehlivých dat pro určitou část životního cyklu rostliny (Coulson et al. 2001; Ellner et al. 2002; Reed et al. 2002), jelikož jednotlivé rostlinné populace se hodně liší v demografických parametrech (Kumpošt 2001). Studie založené pouze na málo populacích jsou často neúplné a nepřesné (Brook et al. 2000; Menges 2000; Ellner et al. 2002), a proto bychom měli vycházet ze studií, kde se pracovalo několik let s více různými populacemi (Menges 2000).

Životní cyklus rostlin však skýtá některé překážky, které na nás čekají při získávání dat pro PVA. Mezi hlavní problémy patří již dříve zmíněná dormance rostlin, semena a semenná banka a nebo například klonální růst rostlin. Právě proto pouze u dlouhodobých studií můžeme očekávat, že poskytují spolehlivé informace týkající se právě těchto problémů v životním cyklu rostlin (Menges 2000). Pouze přesná znalost biologie určitého druhu může zajistit správnost a spolehlivost analýzy životaschopnosti jeho populace (Reed et al. 2002).

2.4 Maticové modely

Maticové populační modely se staly velice důležitým nástrojem v mnoha odvětvích ekologie a biologie ochrany přírody (Münzbergová, Ehrlén 2005), jelikož v minulosti čelili ekologové a ochranáři problémům, jak naplánovat správný management pro ohrožené druhy (Silvertown et al. 1996). Dnes jsou maticové modely důležité právě při plánování managementových zásahů do populací a jejich biotopů (Kumpošt 2001; Ezard et al. 2010), jsou nejvíce používanou metodou u analýzy životaschopnosti populace (Münzbergová, Ehrlén 2005) a užívají se také pro analýzu populační dynamiky druhu (Tremblay, Hutchings 2003). Z těchto modelů můžeme získat cenné informace o nynějším stavu a stabilitě populace, umožňují předpovědět budoucí vývoj celé populace a pomáhají nám určit důležitost a vliv jednotlivých vývojových fází jedinců na vývoj celé populace (Kumpošt 2001).

Základním matematickým nástrojem pro demografické projekce jsou **přechodové matice**, které znázorňují pravděpodobnosti přechodu z jednoho stádia do druhého (de Kroon et al. 2000; Kumpošt 2001; Tkadlec 2008). Jako nejčastější časový interval v takovýchto přechodových maticích se užívá jeden rok (Kumpošt 2001). Principem tvorby přechodových matic je reprezentace populace jako oddělených tříd jedinců lišících se navzájem svými demografickými parametry (Kumpošt 2001). Ty jsou funkcí věku, velikosti nebo vývojové fáze jedinců a nebo jejich různými kombinacemi (Caswell 1989).

Vývoj rostlin není tolik určen jejich věkem, ale spíše velikostí nebo jejich **vývojovou fází** (Lefkovitch 1965; Caswell 2001; Tremblay, Hutchings 2003), a proto je velice přínosné sledovat jejich četnosti právě podle vývojových tříd, do kterých lze životní cyklus určitého druhu rozdělit (Kumpošt 2001). U modelů založených právě na různých stadiích rostlin je možné, že jedinci budou zůstávat a přežívat v jednom a tom samém stádiu několik let po sobě (de Kroon et al. 2000; Tkadlec 2008), a pokud je růst rostliny intenzivní, může jedinec dokonce některé stádium přeskočit (Tkadlec 2008). Informace z přechodových matice se dále dají zpracovat například do grafu životního cyklu (de Kroon et al. 2000; Tkadlec 2008).

Ze samotných matic není na první pohled znát, zda populace roste, stagnuje nebo se zmenšuje. K takovému zjištění nám pomáhá **míra populačního růstu λ** (population growth rate) (Caswell 1989). Je to zvláště důležitý populační parametr v maticových modelech (Ezard et al. 2010), který se dá vypočítat na základě přechodů mezi jednotlivými třídami charakterizující životní cyklus dané populace (Caswell 1989). Veličina λ tedy charakterizuje rychlost populačního růstu. Pokud je $\lambda > 1$, tak zkoumaná populace roste, pokud se $\lambda = 1$,

pak populace stagnuje a její stav se nemění, a nakonec pokud je $\lambda < 1$, tak nám populace klesá (Waite, Hutchings 1991; Kumpošt 2001; Ezard et al. 2010).

Důležitá část maticových analýz je zkoumání toho, jak se budou výsledky lišit při odpovědi na změny v matici (Caswell 1989). **Analýzy sensitivity a elasticity** jsou matematická měření toho, jak nepatrné změny v životních poměrech jedince budou ovlivňovat populační růst (Mills, Lindberg 2002), a jsou schopny identifikovat nejzásadnější stádia životního cyklu odpovědné za další přetrvání druhu (Münzbergová, Ehrlén 2005). Díky oběma analýzám můžeme předpovědět výsledky současně probíhajících změn v násobných přechodech a porovnat je mezi druhy s různým životním cyklem (de Kroon et al. 2000).

Analýza **sensitivity** může být definována jako soubor analytických a simulačních nástrojů, které vyhodnocují vliv změny demografických parametrů na populační růst či míru vymírání. Tato analýza poskytuje základní vhled do populační dynamiky a může řídit budoucí managementové zásahy (Mills, Lindberg 2002). Analýza sensitivity porovnává absolutní vliv změny v hodnotách demografických parametrů na populační růst λ (de Kroon et al. 2000).

Z analýzy sensitivity je odvozena analýza **elasticity** (Caswell 1978). Je to často užívaná analýza v biologii, protože její výsledky z mnoha studií se dají dobře porovnat, a je také vhodná pro určení a podporu managementu (Caswell 2000; Mills, Lindberg 2002; Tremblay, Hutchings 2003). Pokud zjistíme, že nějaký prvek v matici má vysokou míru elasticity, tak je to právě ten prvek, o který bychom se měli do budoucna zajímat při ochranářských aktivitách (Caswell 2000; de Kroon et al. 2000). Analýza elasticity není schopná zjistit pouze kritické stádium druhu, ale umožňuje také mezi sebou porovnávat celé populace a jednotlivé druhy (Silvertown et al. 1996). Součet všech elasticit v matici je roven jedné (Caswell 1989; Silvertown et al. 1996; de Kroon et al. 2000) a každá z nich reprezentuje poměrný přínos k celkové elasticitě celého životního cyklu (Caswell 1989), porovnávají tedy relativní vliv změn hodnot prvků matice na populační růst λ (Silvertown et al. 1996; Caswell 2000; de Kroon et al. 2000; Kumpošt 2001). Špatná interpretace výsledků analýzy elasticity může dát vznik mylným podkladům pro management ohrožených druhů (Silvertown et al. 1996), a proto by tato analýza měla být studována na dlouhověkých organismech (de Kroon et al. 2000) a neměla by být jediným ukazatelem následných postupů (Silvertown et al. 1996; de Kroon et al. 2000; Kumpošt 2001).

V maticových modelech rostlin můžeme samozřejmě narazit na několik **problémů**, které skýtá variabilní život rostlin a jejich proměnlivé prostředí. Předpovědi ohledně vzácných a ohrožených druhů jsou samozřejmě vystaveny chybám, neb jejich populace jsou často malé, a proto je výzkum demografických parametrů založen na malém počtu nasbíraných vzorků, který vede k nízké spolehlivosti prováděných analýz (Tremblay, Hutchings 2003).

Jeden z problémů je měnící se životní prostředí. Změny v životních podmínkách druhu mohou ovlivnit přežívání druhu a jejich reprodukci, silně nám to může ovlivnit například přechod rostliny ze sterilní do reprodukční fáze. λ charakterizuje růst populace a je třeba si uvědomit, že určitá λ popisuje konkrétní podmínky, které v populaci panovaly při přechodu z jednoho roku do druhého (Kumpošt 2001).Takovéto chování nám indikuje, že některá období jsou pro rostliny méně prospěšná než ostatní (Tremblay, Hutchings 2003). Kvůli změnám v životním prostředí druhů a jejich populací může být správnost předpovědí budoucího chování takovéto populace určitým způsobem zkreslena. Spolehlivost modelu lze zvýšit tím, že budeme sledovat více populací zkoumaného druhu po delší časový interval (Kumpošt 2001).

Dalším omezením je určitě banka semen v půdě. Jestliže rostlina tvoří malou semennou banku, tak to model prakticky neovlivní. Pokud je ale vstup semen do semenné banky velký, tak nezapočítání této banky do modelu může způsobit zkreslení skutečnosti (Kumpošt 2001). Vzhledem k obrovské produkci semen vstavačovitých rostlin tak velikost semenné banky a její dlouhověkost mohou hrát významnou roli pro přesnost modelu.

K maticovým populačním modelům lze zařadit i analýzu **LTRE**. „Life-table response experiment“ (zkráceně LTRE) je analýza, která vyhodnocuje příspěvek každého maticového přechodu ke změnám mezi jednotlivými hladinami určitého faktoru (Caswell 1996; Dostálek, Münzbergová 2013). Často se užívá k odhalení, jaké maticové přechody přispívají ke změnám v růstové rychlosti mezi jednotlivými populacemi a typy managementu (Sletvold et al. 2010). Důležité přechody jsou ty, které mají velký pozitivní příspěvek k jedné hladině faktoru a velký negativní příspěvek k jiné hladině faktoru, průměrná hodnota mezi dvěma příspěvky je nulová (Dostálek, Münzbergová 2013). Při vyhodnocování této analýzy je důležité si uvědomit, že nejvíce evidentní vliv přechodu na růst populace nemusí být ten nejdůležitější (Caswell 1996).

Další užívaná analýza je tzv. trojúhelníková **G-L-F ordinace**. Tato analýza ukazuje příspěvek třech hlavních přechodů v matici k populačnímu růstu (λ). Tyto přechody jsou

označeny písmeny G (růst), F (reprodukce) a L (přežívání). Vztahy mezi růstovou rychlostí a elasticitami G, F a L ukazují, že v maticích stabilních nebo klesajících populací ($\lambda \leq 1$) je nejdůležitější fází v populaci přežívání, u rostoucích populací ($\lambda > 1$) se naopak zvětšuje význam růstu a reprodukce (Oostermeijer et al. 1996).

3. CÍLE PRÁCE

- popsat pomocí maticového modelu populační dynamiku druhu *Pseudorchis albida* na vybraných lokalitách v NP Šumava

- stanovit kritická životní stádia pro přežití druhu

- na základě aplikace managementu na experimentální plochy zjistit, zda absence kosení je hlavní příčinou úbytku populací

4. METODIKA

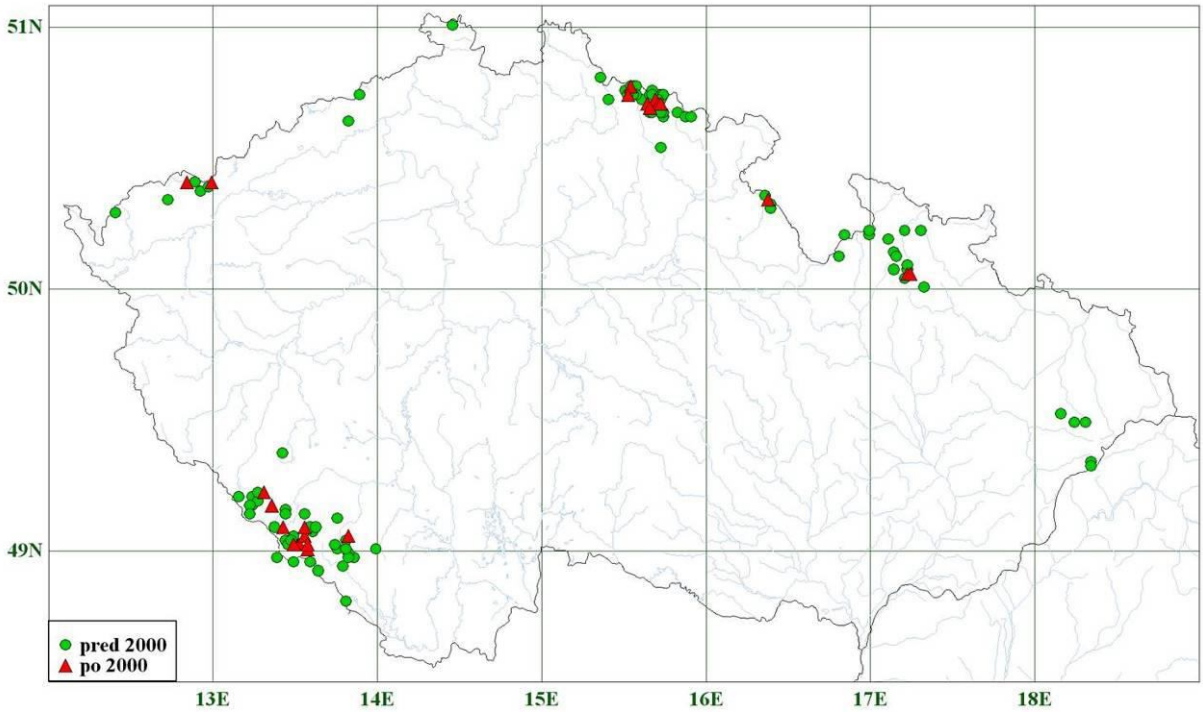
4.1 Modelový druh

Druh *Pseudorchis albida* je některými autory pokládán za taxon s dvěma poddruhy: *P. albida* subsp. *albida* (L.) Á. & D. Löve a *P. albida* subsp. *straminea* (Fern.) Á. & D. Löve (Reinhammar 1998; Duffy et al. 2011). Někteří považují jako další poddruh *P. albida* subsp. *tricuspis* (Beck) Klein, který měl dlouho nejasné taxonomické postavení (Klein 2000), ale nyní je kvůli stejnému rozšíření jako nominátní poddruh veden jako *P. albida* var *tricuspis* (Jersáková et al. 2011). V dalším textu se budu zabývat jen poddruhem *P. albida* subsp. *albida*.

Pseudorchis albida (česky běloprstka bělavá) je vytrvalá, vzpřímená, zelená rostlina, výška je 10-30(-40) cm. Její nahnědlá kořenová hlíza je hluboce členěna do několika částí, v úžlabí s obnovovacím pupenem příští lodyhy, kořeny jsou dlouhé, masité, bělavé a porostlé papilami. Lodyha je víceméně přímá, světle zelená, oblá, při bázi s 2 – 3 těsně objímavými, hnědavými šupinami, s 3 – 7 tmavozelenými, lesklými na lodyze ± stejnoměrně rozmístěnými listy. Dolní listy (5 – 9 x 1 – 2 cm) dlouze vejčité, výše menší až konečně listenovité. Květenství je husté, úzce válcovité dosahující délky až 12 cm. Listeny jsou vejčité nebo kopinaté, dlouhé stejně jako semeníky nebo jen o málo delší. Semeník je zkroucený, úzce válcovitě vřetenovitý, lysý, dlouhý asi 4,5 mm. V květenství se nachází obvykle 15-60 žlutobílých květů, které jsou velmi drobné s tupou, dolů skloněnou ostruhou, která obsahuje nektar vylučující se v sekrečních žlázkách umístěných ve vakovité ostruze. Pysk je s ostruhou, trojlaločný, zelenavý nebo žlutavě bílý, stejně dlouhý nebo delší než ostatní okvětní lístky, směřuje dolů, prostřední lalok nejdelší. Sloupek je krátký, široký, brylky světle žluté. Plodem jsou oválné zelené tobolky, obsahující velké množství semen. Počet chromozomů je 2n = 42 (Cauwet-Marc, Balayer 1986; Rasmussen 1995; Reinhammar 1995; Jersáková et al. 2011).

Druh *P. albida* je převážně středoevropský a západoevropský taxon (Reihammar 1995). Vyskytuje se ve Španělsku, Francii, Itálii, na Britských ostrovech a jeho areál se táhne až na Balkán a Ukrajinu na východě a severně do Skandinávie (Reinhammar 1998). V České republice počet populací druhu *P. albida* výrazně klesl v minulých letech. Recentně se druh vyskytuje roztroušeně pouze ve vyšších polohách našich hraničních hor, zejména v Krušných horách, Krkonoších, Orlických horách, v pohoří Králický Sněžník a na Šumavě. V současné době je rozšíření druhu omezeno pouze na 23 lokalit (17 % původního výskytu),

přičemž nejvíce životaschopné populace se nacházejí v centrální části Šumavy a v Krkonoších (viz Obr. 2) (Štípková 2010).



Obr. 2: Rozšíření druhu *Pseudorchis albida* na našem území. Zelené body značí výskyt před rokem 2000, červené body ukazují recentní přežívající populace po roce 2000 (Štípková 2010).

Pseudorchis albida je dlouhověká vytrvalá bylina vyskytující se většinou v malých populacích (Jersáková et al. 2011) a může dosáhnout věku i 30 let (Summerhayes 1968). Druh se vyskytuje od submontánního po subalpínský stupeň (Štěpánková 2010) a škála jeho ekologického gradientu může být dosti široká (Reinhammar et al. 2002). Ohledně náročnosti na substrát druh v kontinentální Evropě preferuje spíše kyselejší půdy (Jersáková et al. 2011). Velice častá je asociace druhu *P. albida* s antropogenními loukami a trávníky a s otevřenými lesními porosty (Reinhammar, Hedrén 1998; Reinhammar et al. 2002). Může se také vyskytovat na dříve intenzivně pasených stanovištích či sjezdovkách (Reinhammar 1995). V České republice jsou charakteristickým biotopem *P. albida* smilkové trávníky (Jeřábková 2006), které můžeme nalézt roztroušeně po celém území ČR (Chytrý et al. 2001).

I tento druh tvoří tzv. orchideoidní mykorhizu jako většina našich orchidejí. Jeho mykorhizním partnerem jsou saprofytické houby z čeledi Tulasnellaceae (Jersáková et al. 2011), které se typicky nachází u zelených druhů orchidejí rostoucích na otevřených

stanovištích (Rasmussen 2002) a délka ontogeneze tohoto druhu činí 4 roky (doba od vyklíčení do vytvoření prvního listu nad zemí) (Jersáková, Kindlmann 2004). Zásobním orgánem je kořenová hlíza, která je každý rok vyměněna za novou a z té pak vyrůstá celá nová fotosynteticky aktivní rostlina. Stará hlíza pak kompletně odumírá během září (Jersáková et al. 2011). Stádium dormance trvá u *P. albida* typicky 1 až 2 roky (Jeřábková 2006). Tento druh většinou kvete v době května až srpna v závislosti na nadmořské výšce (Baumann et al. 2009).

O reprodukci druhu *P. albida* je známo relativně málo informací (Reinhammar, Hedrén 1998). Převážným způsobem rozmnožování je rozmnožování generativní, vegetativní rozmnožování se také děje, ale nehraje v šíření druhu prakticky žádnou roli (Summerhayes 1968). Je to allogamický druh (Baumann et al. 2009) a jeho vysoká tvorba plodů by mohla naznačovat i autogamii (Summerhayes 1968). Jako opylovači druhu *P. albida* jsou udáváni noční motýli travaříci rodu *Crambus*, pernatušky (rod *Hellinsia*) a kroužilky (rod *Empis*) (Jersáková et al. 2011). Tento druh tvoří mezirodové kříženec převážně s rody *Dactylorhiza, Gymnadenia* a *Nigritella* (Jersáková et al. 2011).

Pseudorchis albida je dnes spíše vzácná orchidej se zmenšujícím se areálem po celé Evropě, je klasifikovaná jako ohrožený druh ve 13 zemích Evropy (např. Belgie, Dánsko, Švédsko, Balkánské země) (Reinhammar et al. 2002). V České republice je *P. albida* zařazena do kategorie C2 (silně ohrožený druh), u které se předpokládá 50-90% úbytek historických lokalit (Grulich 2012).

Tento druh je vázán na antropogenní trávníky a pastviny ve vyšších nadmořských výškách (Reinhammar et al. 2002), které ale dnes ubývají a tato orchidej mizí z mnoha svých dřívějších lokalit (Reinhammar, Hedrén 1998). Mezi hlavní příčiny ohrožení druhu *P. albida* patří přeměna biotopů na zemědělsky užívaná pole, nešetrné lesní hospodářství, hnojení či eutrofizace jejích stanovišť, upouštění od tradičního hospodaření jako je kosení či pastva, díky kterému pak dochází k zarůstání vhodných habitatů (Reinhammar et al. 2002; Duffy et al. 2011). Destrukce příhodného biotopu patří dnes k nejzávažnějším problémům a vede ke ztrátě mnoha populací tohoto druhu (Jersáková et al. 2011).

Pseudorchis albida je tolerantní druh co se týče požadavků na ekologické a půdní podmínky (Reinhammar et al. 2002; Jersáková et al. 2011), ale potřebuje nezapojený krátký trávník a nízkou vrstvou opadu pro regeneraci a uchycení nových semenáčků (objevuje se např. i na alpských sjezdových tratích) (Reinhammar 1995; Reinhammar et al. 2002). Takováto otevřená místa se dají udržet právě kosením či pastvou (Hutchings 1989;

Jacquemyn et al. 2007; Reinhammar et al. 2002), kdy kosení udržuje nízký trávník (Jacquemyn et al. 2007) a pastva napomáhá k tvorbě otevřených míst. Reinhammar et al. (2002) zkoumali ve Skandinávii rozdíly v kosených a nekosených plochách s výskytem *P. albida*. Zjistili, že v kosených plochách se vyskytuje více nových rostlin než v plochách nekosených či ponechaných lesní sukcesi.

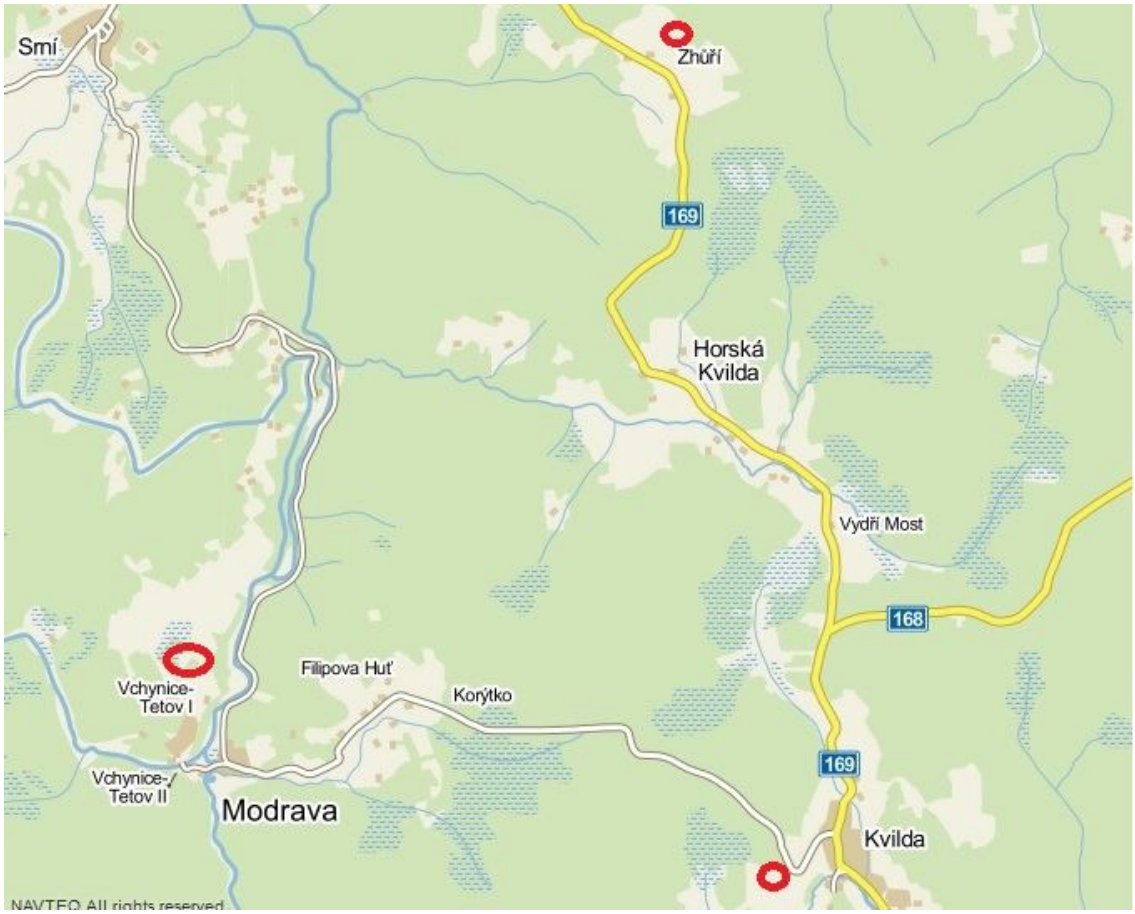
Absence vhodného managementu a ztráta vhodných biotopů se zdají být nedůležitějšími důvody, proč je dnes v ČR tento druh vzácný, ačkoliv se zde v minulosti vyskytoval ve větším množství.

4.2 Studované populace

Výzkum druhu *P. albida* započala již v roce 2003 Kateřina Jeřábková na 4 trvalých plochách v NP Šumava – Zhůří, Kvilda a Vchynice-Tetov (viz Obr. 3). Jejich GPS souřadnice a přibližná nadmořská výška jsou uvedeny v Tab. 1.

Tab. 1: Charakteristika čtyř lokalit, na kterých byl výzkum prováděn.

	GPS souřadnice	**Nadmořská výška**	**Celkový počet rostlin v trvalých plochách (min-max)**
Zhůří	N 49°05´15.7´´ E 13°33´28.1´´	cca 1 160 m. n m.	13-38 ks
Kvilda	N 49°00´57.2´´ E 13°34´11.6´´	cca 1 080 m. n m.	12-103 ks
Vchynice dolní louka	N 49°02´12.0´´ E 13°29´26.8´´	cca 1 000 m. n m.	18-39 ks
Vchynice horní louka	N 49°02´08.6´´ E 13°29´22.2´´	cca 1 010 m. n m.	18-94 ks



Obr. 3: Mapa lokalit.

4.3 Popis experimentu

Na každé lokalitě byly vyznačeny 4 trvalé plochy o rozměrech 4 x 4 m, dohromady tedy vzniklo na všech lokalitách 16 trvalých ploch – plochy byly vybrány tak, aby na nich byla co největší koncentrace rostlin. Každý čtverec byl označen dřevěnými kolíky, které byly do země zatlučeny ve dvou protilehlých rozích každého čtverce, a železnými hřebíky, aby bylo možno čtverce opakovaně najít pomocí minohledačky. Každá poloha čtverce byla poté také zaznamenána GPS souřadnicemi.

K pokusu byly cíleně vybrány takové trvalé plochy, kde byla koncentrace rostlin velká. Ale i tak byly jednotlivé plochy velice variabilní v počtu rostlin, a proto byl zásah na plochách rozdělen tak, aby byly bohaté a chudé plochy rovnoměrně rozděleny mezi kosené a nekosené čtverce. V každém čtverci byli zaznamenáváni všichni nalezení jedinci druhu *P. albida* a jejich stav (kvetoucí, sterilní, dormantní, mrtvé), fertilním rostlinám byly měřeny následující biometrické charakteristiky – délka květenství, výška celé rostliny, délka a šířka druhého listu od spodu a celkový počet listů, sterilním rostlinám byl zaznamenáván jen

celkový počet listů. Každý jedinec byl ve čtverci lokalizován pomocí dvou pásem, tudíž měl každý své jedinečné souřadnice. Tato metoda nám pomohla jedince v dalších letech znovu správně identifikovat. Každý rok se také hledaly nové semenáčky.

Pro ochranu druhů je velice důležitý správný management, jak již bylo řečeno v předchozím textu. Běloprstka se vyskytuje na místech, která byla dříve intenzivně pasena či kosena (Reinhammar 1995) a její ohrožení spočívá mimo jiné i právě v opuštění tradičního obhospodařování jejích lokalit. Rozhodli jsme se tedy podrobit její lokality experimentálnímu kosení, jelikož pastva nebyla možná. Na každé lokalitě byly vybrány dva čtverce, které byly podrobeny kosení a další dva byly ponechány jako kontrola nekosené. Kosení bylo prováděno vždy na podzim (září či říjen) a to pomocí křovinořezu a nashromážděná biomasa byla z kosených čtverců odstraněna. Do roku 2007 byl management aplikován na trvalé plochy každý rok, od roku 2007 bylo rozhodnuto, že budou lokality koseny jednou za dva roky.

Aby bylo možné sledovat změny ve vegetaci po aplikovaném managementu, byly vždy v průběhu července vypracovány fytocenologické snímky s použitím Braun-Blanquetovy sedmičlenné stupnice transformované na stupnici 1 - 7 (viz Tab. 2). Po zvýšení aplikace managementu na dva roky, byly tyto snímky vypracovány vždy v následující sezóně po pokosení lokalit. V roce 2003 vypracovala K. Jeřábková fytocenologické snímky před začátkem experimentu, získala tím tzv. „baseline“ data, kde jsou odlišnosti mezi plochami dány pouze náhodnou variabilitou (Jeřábková 2006).

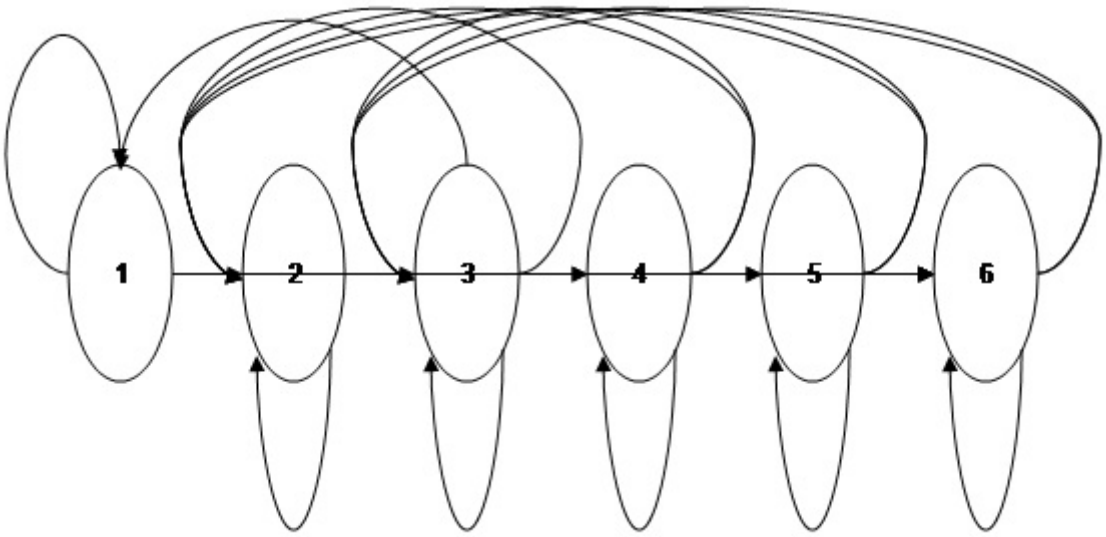
Tab. 2: Braun-Blanquetova sedmičlenná stupnice s transformací.

Dle Braun-Blanqueta	**Vysvětlení pokryvnosti**	**Transformace**
r	ojediněle – max 1-2 jedinci	1
+	zanedbatelná, roztroušeně	2
1	pod 5 %	3
2	5 – 25 %	4
3	25 – 50 %	5
4	50 – 75 %	6
5	75 – 100 %	7

4.4 Konstrukce přechodových matic

Detailní demografická pozorování probíhala po dobu deseti let od roku 2003 do roku 2012 a jedinci druhu *P. albida* byly rozděleni do těchto kategorií založených na stádiu rostliny (vzhled některých stádií ve fotodokumentaci, viz Příloha 2):

- 1 – juvenilní rostlina s 1-2 listy
- 2 – sterilní rostlina se 3 a více listy
- 3 – kvetoucí rostlina
- 4 – rostlina s abortovaným květenstvím
- 5 – stárnoucí rostlina s méně než 3 listy
- 6 – dormantní rostlina



Obr. 4: Životní cyklus *Pseudorchis albida*.

Přechodové matice byly vytvořeny jako pravděpodobnosti přechodu jedince z jednoho stádia do druhého z roku *t* do roku *t+1* (dle Caswell 1989). Jelikož lokality Vchynice-Tetov horní a dolní louka jsou si velice podobné a leží blízko sebe (150 m), tak bylo rozhodnuto sloučit tyto dvě louky do jedné jediné populace. Dále vzhledem k celkově nízkým počtům juvenilních jedinců a jedinců přecházejících do dormantního stádia jsem se rozhodla zvolit takový přístup, že jsem sečetla počty všech jedinců ve svých stádiích přes všechny roky, vznikly tudíž 2 přechodové matice na jednu lokalitu – jedna z kosených ploch a druhá z ploch nekosených. Dohromady bylo vytvořeno 6 přechodových matic na 3

lokalitách. Přehled všech základních přechodových matic s počty jedinců v jednotlivých kategoriích je zahrnut v Příloze 1. Na obrázku 4 je znázorněna ukázka životního cyklu a možných přechodů u druhu *P. albida*.

V životním cyklu rostliny je přítomna také fáze semene a jeho přechod na malý semenáček, ale tato pravděpodobnost je pro mnoho rostlin stále neznámá. Mezi takové rostliny se řadí i *P. albida,* a proto jsem pro výpočet reprodukce (tj. přechod kvetoucí rostliny na juvenilní) nejdříve musela vypočítat produkci semen na jednotlivou rostlinu. U 61 kvetoucích rostlin jsem změřila délku květenství a spočetla počet semeníků. Na základě regresní analýzy mezi oběma proměnnými jsem zjistila parametr určující sklon přímky a ten jsem použila jako koeficient, kterým jsem vynásobila délku květenství všech ostatních kvetoucích rostlin a získala tak odhad počtu semeníků na jedné určité kvetoucí rostlině. Takto byl počet semeníků spočítán u celkem 419 kvetoucích rostlin zaznamenaných během 10 let na všech lokalitách dohromady. Poté jsem zjistila průměrný počet životaschopných semen v jednom semeníku (počet semen s embryem). Ze 13 fertilních rostlin jsem odebrala vždy po 2 semenících ze spodní a horní části květenství (celkem 26 semeníků) a pod stereoskopickým mikroskopem jsem zjistila celkový počet semen v semeníku a jejich kvalitu. Z dat jsem vypočetla průměrný počet živých semen v semeníku a ten jsem vynásobila počtem semeníků na rostlině. Tak jsem zjistila počet semen, které vyprodukovala konkrétní fertilní rostlina. Sečtením všech vyprodukovaných semen na určité lokalitě a pod vlivem daného managementu jsem zjistila počet semen, které vyprodukovaly všechny kvetoucí rostliny na plochách s určitým managementem a to pro každou lokalitu zvlášť. Tento počet semen jsem vydělila celkovým počtem kvetoucích rostlin na příslušné lokalitě a pod určitým managementem a zjistila jsem tak průměrný počet semen, který vyprodukovala jedna kvetoucí rostlina. Pravděpodobnost vzniku jednoho semenáčku z jednoho semene je výsledkem podílu celkového počtu juvenilních rostlin na lokalitě při určitém managementu a počtu všech semen z téže lokality a managementu. Pro výpočet samotné reprodukce jsem užila již vypočítaný průměrný počet semen vyprodukovaný kvetoucí rostlinou a vynásobila ho pravděpodobností vzniku jednoho semenáčku z jednoho semene, tímto postupem jsem dostala pravděpodobnost vzniku jednoho semenáčku z jedné kvetoucí rostliny (= reprodukce). Tento postup byl zopakován u každé matice pod určitým managementem na všech lokalitách.

4.5 Analýza dat

Z připravených dat byly pomocí programu PopTools vytvořeny přechodové matice, dále spočítána jejich elasticita a vytvořen diagram životního cyklu. Získané elasticity byly použity k porovnání rozdílů mezi kosenými a nekosenými plochami a použity při tzv. G-L-F ordinaci v modulu Ternary plots v programu STATISTICA v.10.

Dále byl k analýze dat použit program MATLAB (Mathworks, Natick, Massachusetts, USA) a všechny použité skripty v tomto programu byly poskytnuty Doc. Zuzanou Münzbergovou, Ph.D. V programu MATLAB byly spočítány elasticity a růstové rychlosti všech matic. Tyto výpočty jsou obecně zasaženy určitou chybou kvůli omezenému počtu jedinců, kteří mohli být do analýz zahrnuti. Ke zjištění této chyby byly vypočítány konfidenční intervaly elasticit a růstových rychlostí všech matic (použitý skript a další informace viz. Münzbergová 2006). Dále byl tento program použit pro LTRE analýzu, a to výpočet příspěvků jednotlivých přechodů v matici k růstovým rychlostem na všech lokalitách a typech managementu a testování, zda se kosené a nekosené matice jednotlivých lokalit průkazně liší (pro popis použitého skriptu viz. Münzbergová 2007).

Jak již bylo řečeno v literární části práce, zkoumání klíčení orchidejových semen je velice složitá záležitost kvůli jejich miniaturní velikosti (Rasmussen, Whigham 1993) a dlouhé době, než se objeví nad zemí ve formě semenáčku (Hutchings 1989). Pro nedostatek dat týkajících se právě vývoje semen v půdě, nebylo možné přesně zjistit pravděpodobnost, s jakou se ze semene stane semenáček. Všechny vypočítané reprodukce byly násobeny hodnotami mezi 0 a 10, aby bylo určeno, jak se bude měnit růstová rychlost na lokalitách při hypotetických hladinách reprodukce. K určení významu reprodukce na chování celé populace použit skript v programu MATLAB (viz. Münzbergová 2007), který simuluje, jak se mění růstová rychlost populace s měnící se reprodukcí. Lze tak odvodit, jak velká musí být reprodukce, aby populace dosáhla kladné růstové rychlosti.

Vliv kosení na počet kvetoucích, sterilních a nových jedinců a biometrické parametry (délka, plocha a počet listů) byl testován metodou opakovaných měřeních v modulu jednocestné ANOVY v programu STATISTICA v.10. Biometrická data byla transformována dekadickým logaritmem a vstupní data pro tyto analýzy byla sečtena přes všechny lokality. Pro testování vlivu kosení na pravděpodobnost přežívání semenáčků na jednotlivých lokalitách byla použita logistická funkce v modulu Zobecněné lineární modely (GLZ) v programu STATISTICA v.10. Pravděpodobnost přežití semenáčků byla vyjádřena binomiálně jako 1 (přežil) či 0 (nepřežil).

Vliv managementu na změny ve složení vegetace byl analyzován lineární metodou přímé gradientové analýzy (RDA, Redundancy Analysis), centrován přes všechny druhy a testován Monte-Carlo permutačním testem (Split-plot design) v programu CANOCO for Windows v.4.5. Grafické znázornění ordinace bylo vytvořeno v programu CanoDraw for Windows v.4.12. Jak již bylo řečeno výše, tak všechna vstupní fytocenologická data byla transformována na stupnici 1 – 7 a v programu již dále transformována nebyla.

Z nasbíraných demografických dat byla také zkoumána doba, po kterou rostliny nepřetržitě kvetly a jak dlouhá byla doba jejich dormance.

5. VÝSLEDKY

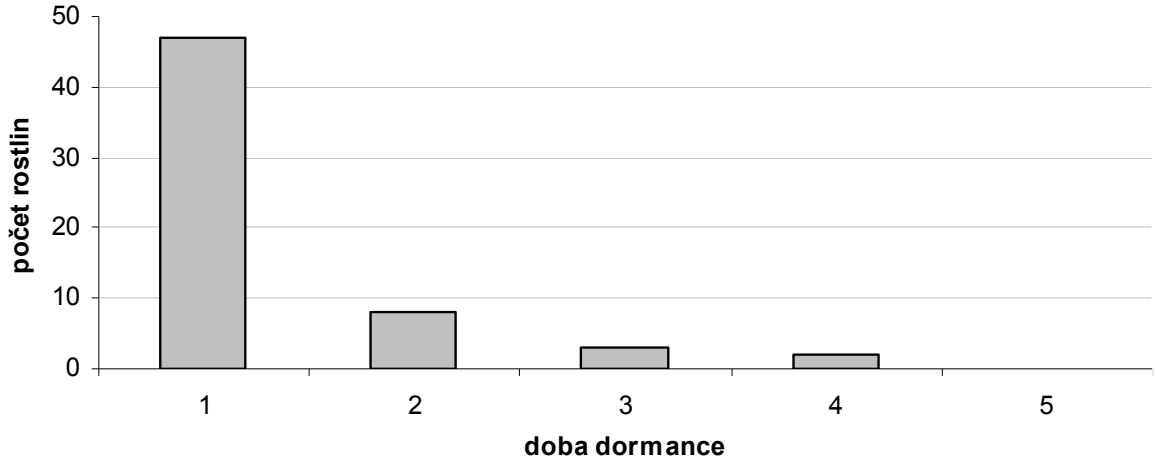
5.1 Populační dynamika druhu *Pseudorchis albida*

Z přechodové matice vzniklé sloučením matic nekosených ploch ze všech lokalit jsem vytvořila diagram životního cyklu *P. albida*. Vzhledem k tomu, že je tento diagram na základě tří populací, můžeme ho považovat za obecný vzorec chování populace tohoto druhu na nekosených smilkových lokalitách na Šumavě. Pravděpodobnosti přechodů z jednoho stádia do jiného jsou uvedeny v tabulce (viz Tab. 3). Z tabulky je dobře vidět, že např. 52 % juvenilních rostlin zůstává další rok opět juvenilních, podobně 57 % sterilních rostlin bude dalších rok sterilních, z 56 % kvetoucích rostlin se stane v dalším roce sterilní rostlina, 54 % rostlin s abortovaným květenstvím v dalším roce normálně pokvetou a 77 % všech dormantních rostlin přejde v dalším roce do sterilního stádia.

Tab. 3: Pravděpodobnosti přechodů z jednoho stádia do druhého (vyjádřeno v procentech). Čísla v prvním řádku a sloupci vyjadřují stádium rostliny a dále řádek je čas *t*, sloupec vyjadřuje čas *t+1*.

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	**52 %**	-	30 %	-	-	-
2	20 %	**57 %**	**56 %**	15 %	29 %	**77 %**
3	-	17 %	19 %	**54 %**	1 %	3 %
4	-	4 %	5 %	19 %	-	-
5	-	9 %	4 %	-	45 %	-
6	4 %	2 %	3 %	2 %	1 %	20 %
mrtvá	24 %	10 %	13 %	10 %	24 %	-

Během studie byla pozorována i doba dormance a byl určen počet rostlin, které se v ní nacházely. Zjistila jsem, že většina rostlin zůstává pod zemí po dobu 1 roku (47 rostlin), menší počet rostlin zůstalo dormantních 2 či 3 roky (8 resp. 3 jedinci) a nejdelší pozorovaná doba dormance byla 4 roky (2 rostliny) (Obr. 5). Na všech lokalitách byl počet rostlin vstupujících do dormance za celou dobu sledování podobný (11-18 rostlin). Za dobu 9 let pozorování vstoupili jedinci do dormance jen jednou, pouze 1 rostlina byla dormantní dvakrát.



Obr. 5: Pozorovaná doba dormance. Počty rostlin jsou sloučeny přes všechny lokality a plochy.

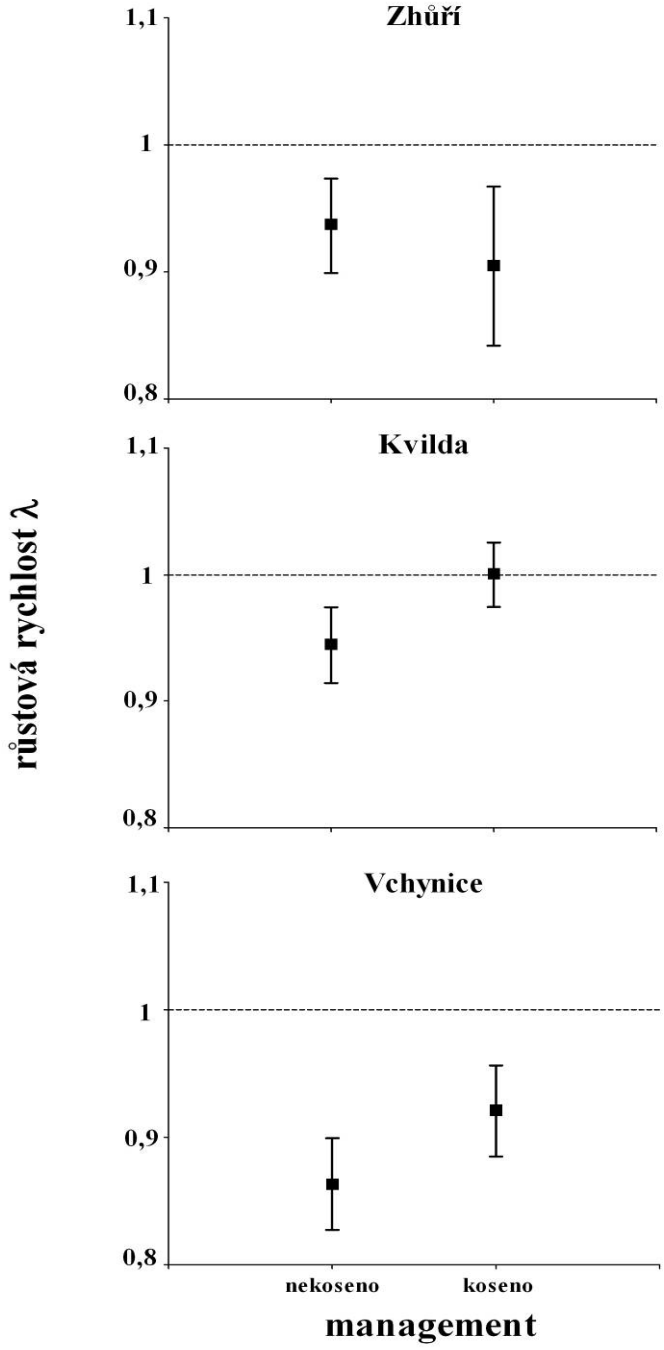
Z přechodových matic byla též spočítána rychlost růstu populace (λ) a její 95 % konfidenční interval (CI). Jak již bylo řečeno v předchozím textu, pokud je $\lambda > 1$, pak populace roste, pokud se $\lambda = 1$, pak je populace stabilní a pokud $\lambda < 1$, pak populace klesá. Naše výsledky ukazují, že kosená populace na Kvildě průkazně neklesá a její růstová rychlost je průkazně vyšší než u nekosených ploch. Růst populace na lokalitě Vchynice je také vyšší v kosených plochách než v plochách nekosených, ale rozdíl není statisticky průkazný. Na lokalitě Zhůří se růstová rychlost kosených a nekosených ploch neliší (viz Obr. 6).

Z demografického pozorování jsem také zjistila, že druh se může rozmnožovat i vegetativním způsobem, ale tento způsob rozmnožování je prakticky zanedbatelný, protože se objevil pouze u 8 jedinců z celkového počtu 600 rostlin. Tento počet tvoří pouze 1,3 % ze všech rostlin nacházejících se na všech lokalitách dohromady.

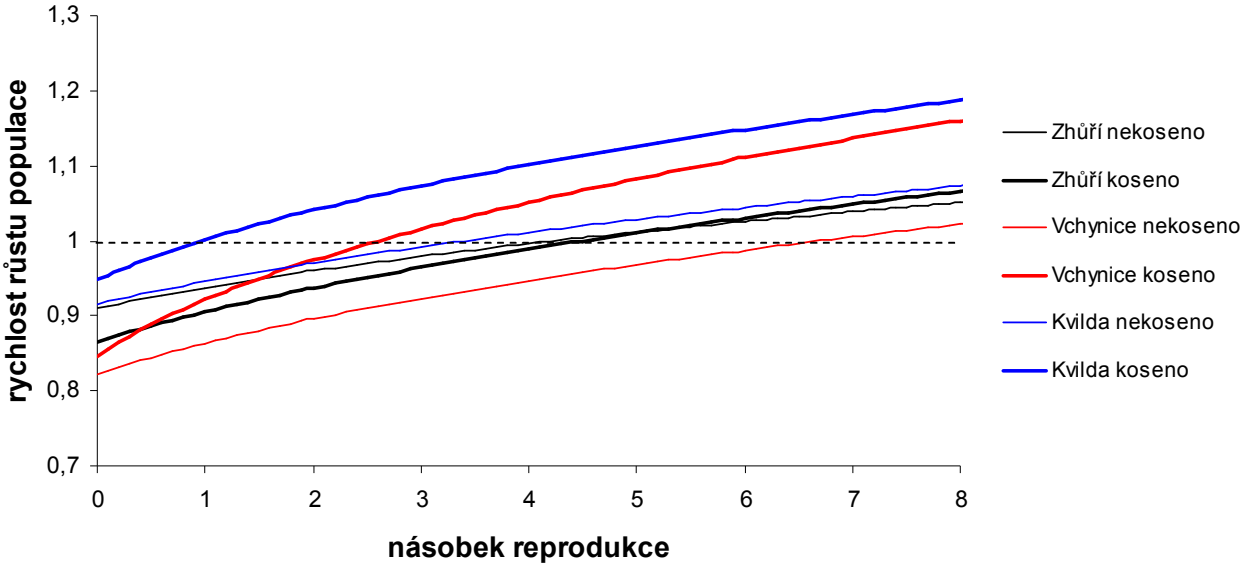
5.2 Vliv reprodukce na populační růst

Z mých dat nebylo možné přesně zjistit pravděpodobnost, s jakou se ze semene stane semenáček, ale bylo alespoň možné ukázat, jak reprodukce (tj. produkce semen a zaznamenaný počet semenáčků) ovlivňuje růst populací. Následující graf ukazuje, kolikrát by se musela zvýšit nynější reprodukce na plochách, aby byla populace stabilní či dokonce začala růst (Obr. 7). Pokud by reprodukce byla rovna nule, tak by rychlost růstu populace na

nekosených plochách klesla o 3-5 % a na kosených plochách o 4-8 %. Naopak, aby populace dosáhla stabilní růstové rychlosti či se zvětšovala ($\lambda \geq 1$), musela by se reprodukce zvětšit až o 6-16 % na nekosených plochách a na kosených plochách o 11 %.



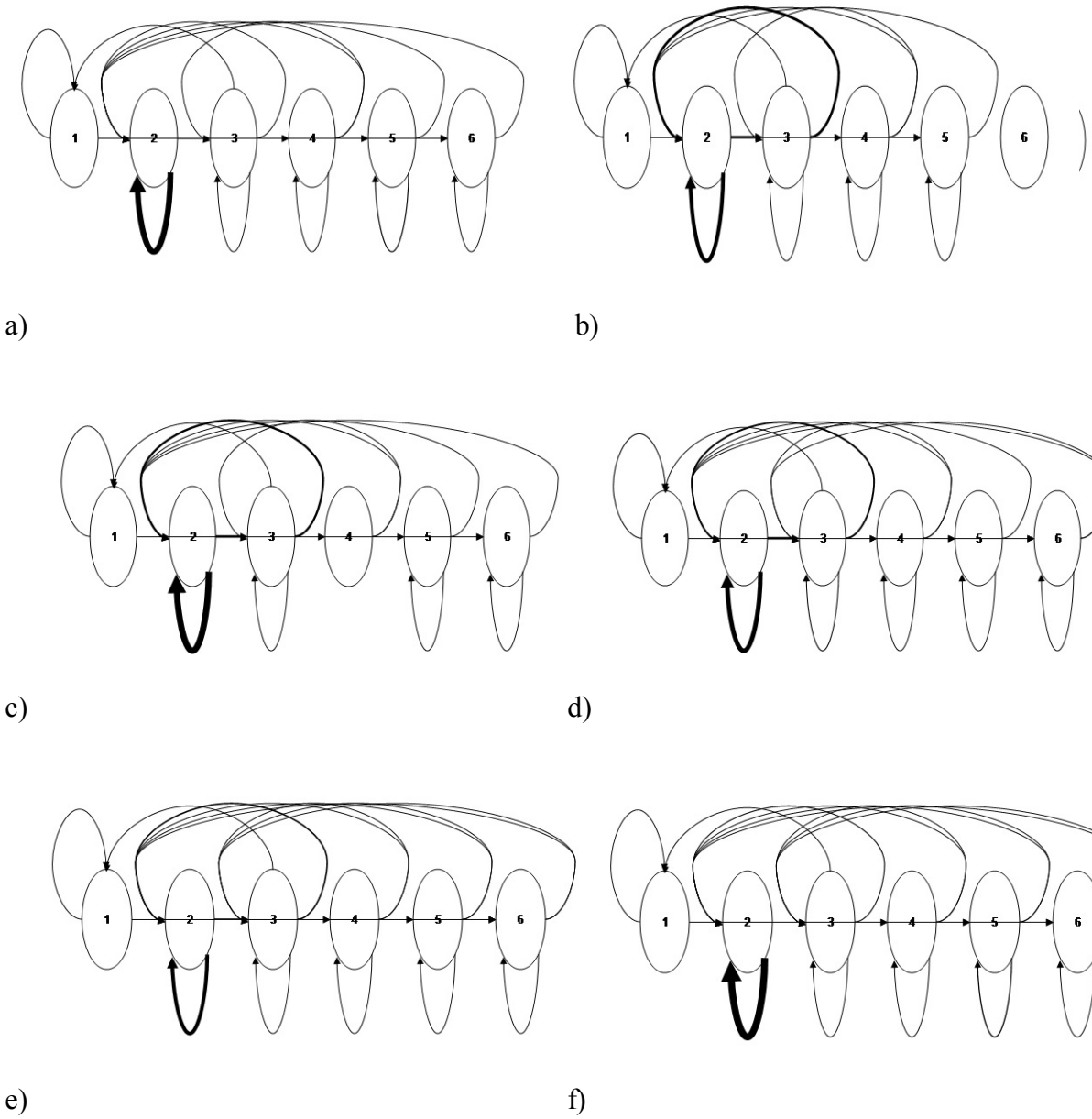
Obr. 6: Růst populací na jednotlivých lokalitách.



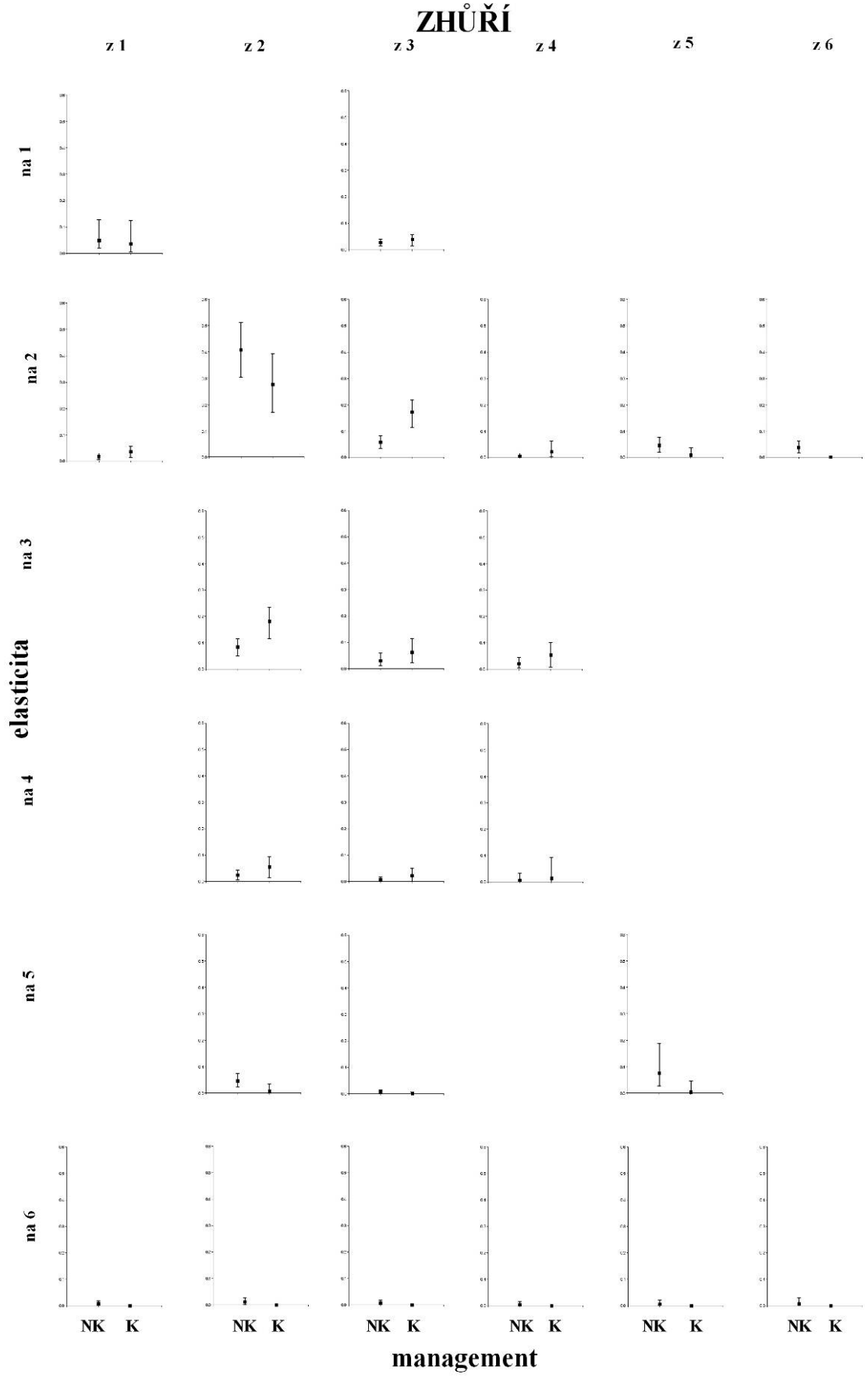
Obr. 7: Vliv násobku reprodukce na rychlost růstu populace.

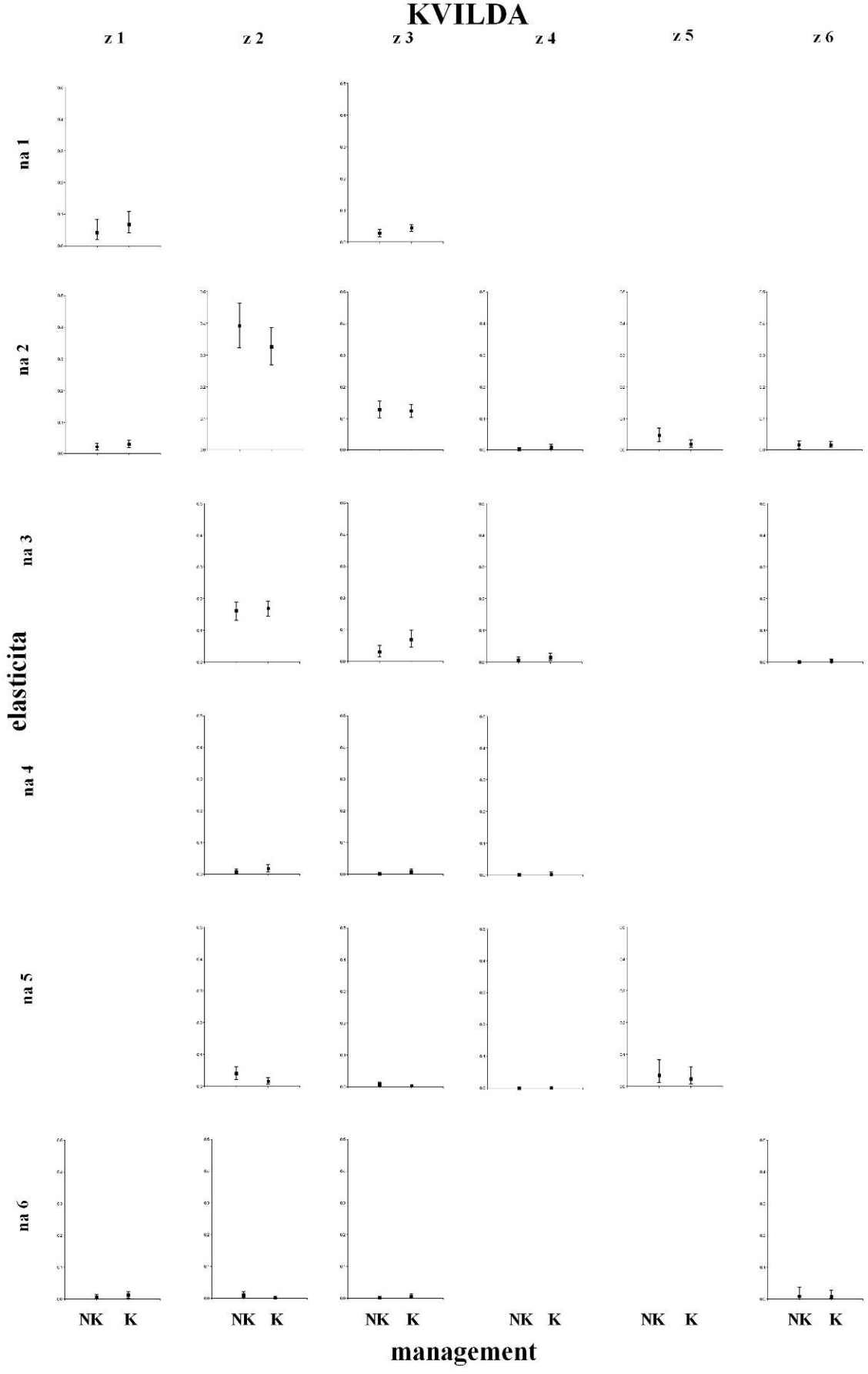
5.3 Kritická stádia životního cyklu

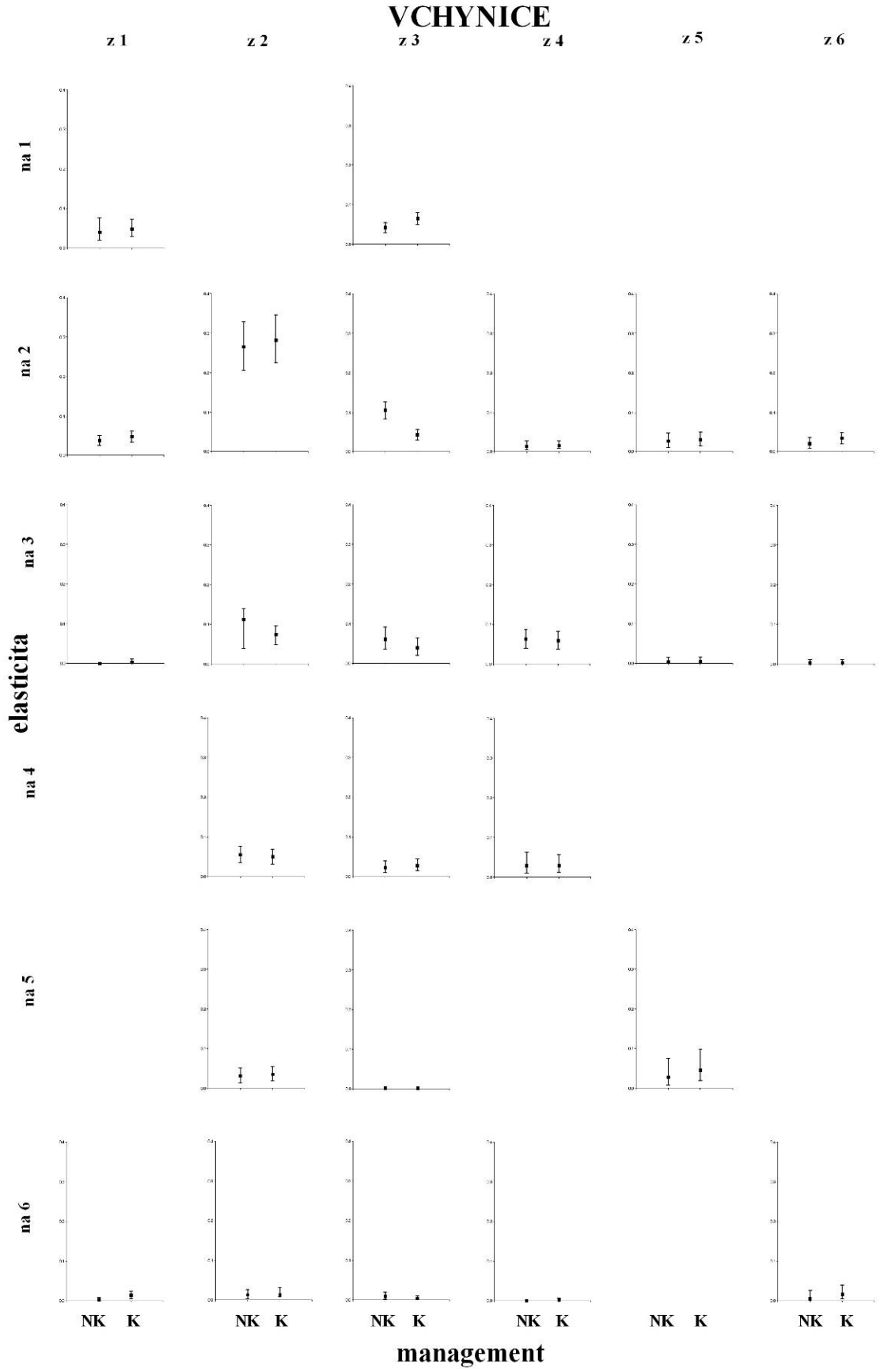
Díky analýze elasticity bylo možné určit kritická stádia životního cyklu na všech lokalitách v kosených i nekosených plochách (Obr. 8). Ze šířky šipek je vidět, že na všech našich trvalých plochách (kosených i nekosených) je kritickým stádiem setrvání sterilního jedince ve sterilním stavu. Jako další kritická stádia s menším vlivem se na některých lokalitách (Zhůří koseno a celá lokalita Kvilda) zdají být přechod ze sterilního jedince na kvetoucí a dále přechod z kvetoucí rostliny zpět na sterilní. Podrobné rozvržení elasticit všech přechodů na všech lokalitách a jejích konfidenčních intervalů je zobrazeno na Obr. 9. Průkaznost rozdílů v elasticitě jednotlivých přechodů mezi nekosenými a kosenými čtverci lze odvodit z míry překryvu jejich konfidenčních intervalů. Např. na lokalitě Zhůří je přechod ze sterilní rostliny na kvetoucí (2-3) a také z kvetoucí na sterilní rostlinu (3-2) průkazně častější na kosených než na nekosených plochách. Na Kvildě se konfidenční intervaly elasticit pro jednotlivé přechody na kosených a nekosených plochách překrývají a tudíž u obou typů managementu jsou kritická stádia stejná. Na lokalitě Vchynice je přechod z kvetoucí rostliny na sterilní růžici průkazně častější na nekosených než na kosených plochách.



Obr. 8: Kritická stádia životního cyklu *Pseudorchis albida*. Tloušťka šipky znázorňuje míru elasticity na všech plochách: a) Zhůří nekoseno, b) Zhůří koseno, c) Kvilda nekoseno, d) Kvilda koseno, e) Vchynice nekoseno a d) Vchynice koseno.


ZHŮŘÍ
z 1
z 2
z 3
z 4
z 5
z 6
na 1
na 2
na 3
na 4
na 5
na 6
elasticita
NK
K
management

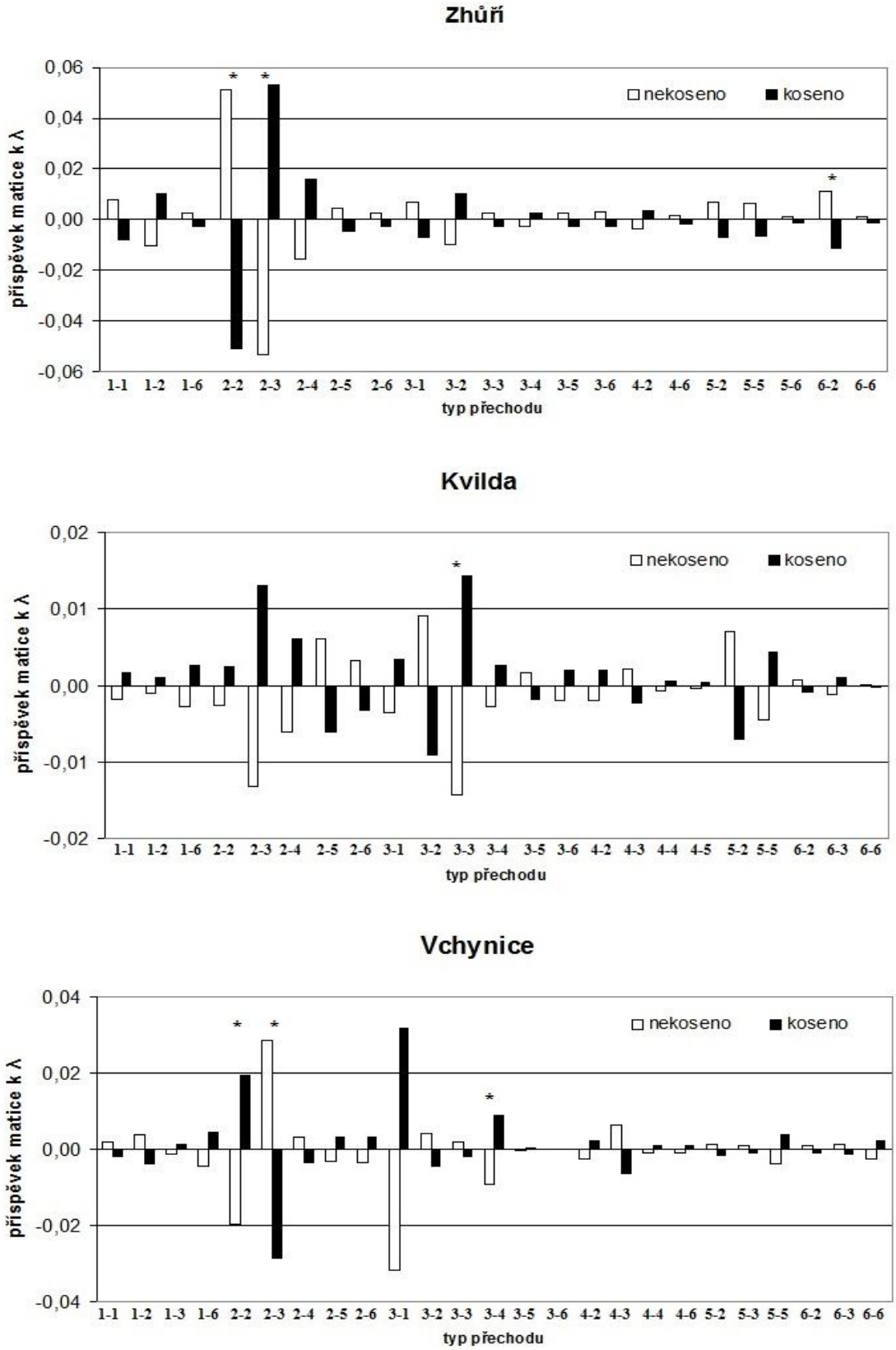

KVILDA
z 1
z 2
z 3
z 4
z 5
z 6
na 1
na 2
na 3
na 4
na 5
na 6
elasticita
NK
K
management



Obr. 9: Podrobné rozvržení elasticit jednotlivých přechodů na určitých lokalitách.

Výsledky LTRE analýzy, která porovnávala mezi sebou přechodové matice kosených a nekosených ploch na jednotlivých lokalitách, ukázaly průkazný rozdíl mezi kosenými a nekosenými plochami pouze na lokalitě Kvilda ($p = 0,0072$), na dalších lokalitách (Zhůří, Vchynice) nebyl rozdíl mezi plochami průkazný ($p > 0,05$).

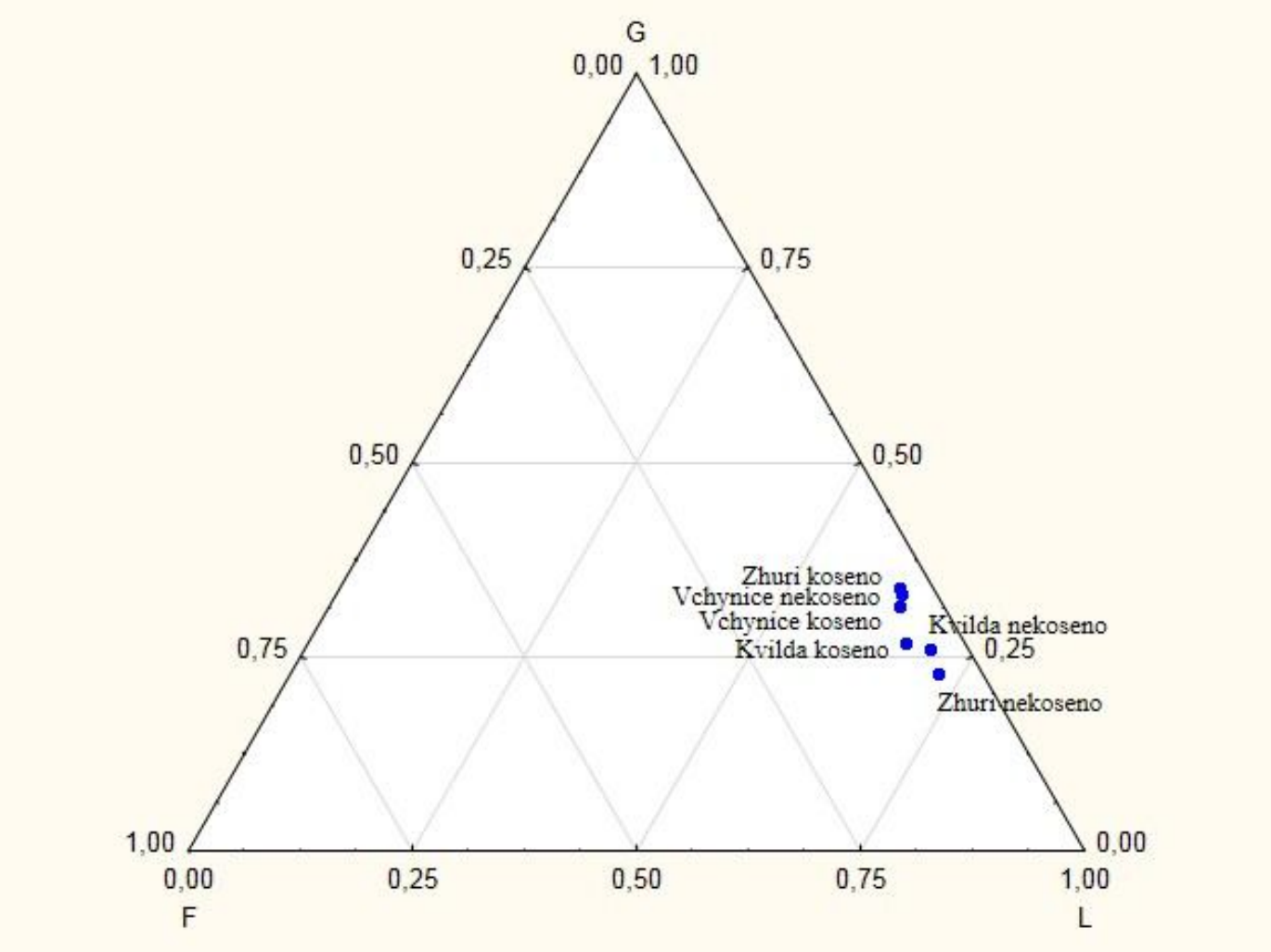
Pokud se podíváme na příspěvky jednotlivých přechodů v matici k populačnímu růstu (λ) na jednotlivých lokalitách, tak můžeme vidět průkaznost ($p < 0,05$) určitých přechodů. Na Zhůří v kosených plochách je průkazný kladný příspěvek k růstu populace při přechodu ze sterilního jedince na kvetoucí a průkazný záporný příspěvek při setrvání sterilního jedince ve sterilním stavu a dále přechod z dormantní rostliny zpět na sterilní. Na lokalitě Kvilda v kosených plochách je průkazně kladné pouze setrvání kvetoucí rostliny v kvetoucím stavu. Na lokalitě Vchynice je průkazný kladný příspěvek v kosených plochách u setrvání sterilního jedince ve sterilním stavu a dále u přechodu kvetoucí rostliny na rostlinu s abortovaným květenstvím, průkazný záporný příspěvek na této lokalitě v plochách nekosených představuje přechod ze sterilní rostliny na rostlinu kvetoucí. Příspěvky k růstu populace na nekosených plochách jsou vždy přesně obrácenou hodnotou příspěvků na plochách kosených (Obr. 10).



Obr. 10: Příspěvek jednotlivých přechodů v matici k populačnímu růstu (λ) tří sledovaných populací. Průkazně se lišící přechody jsou označeny hvězdičkou.

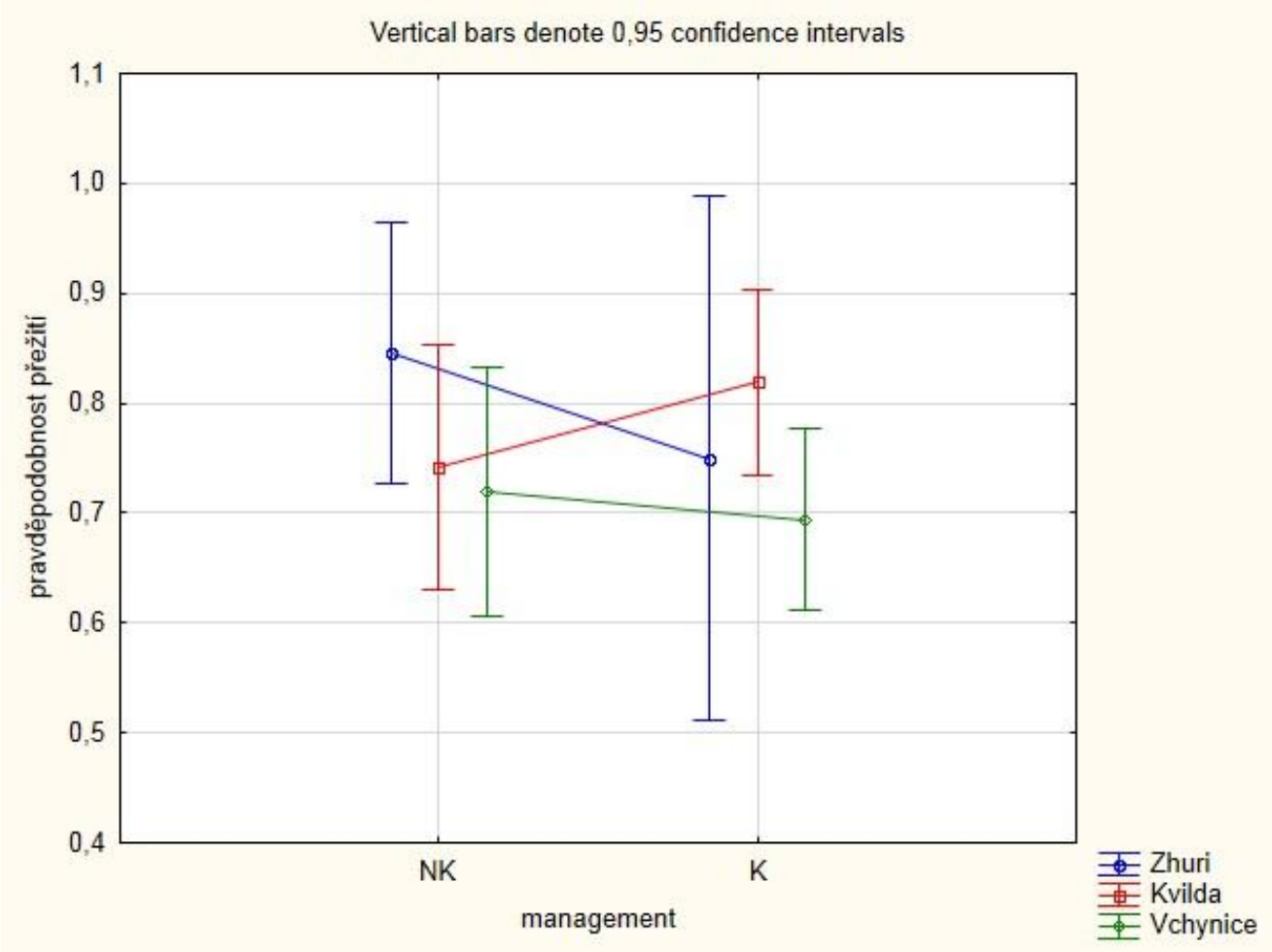
5.4 Vliv kosení na populace druhu *Pseudorchis albida*

Pokud se podíváme na pozici populací v G-L-F trojúhelníku založeném na elasticitách růstu, přežívání a reprodukce (Obr. 11), tak můžeme vidět, že mezi kosenými a nekosenými populacemi není velký rozdíl. Růst populace se zvyšuje se zvyšujícím se růstem (G) a reprodukcí (F). Všechny plochy jsou umístěné u horní hranice přežívání, tzn. že jedinci spoléhají hlavně na přežívání a méně na reprodukci a růst.



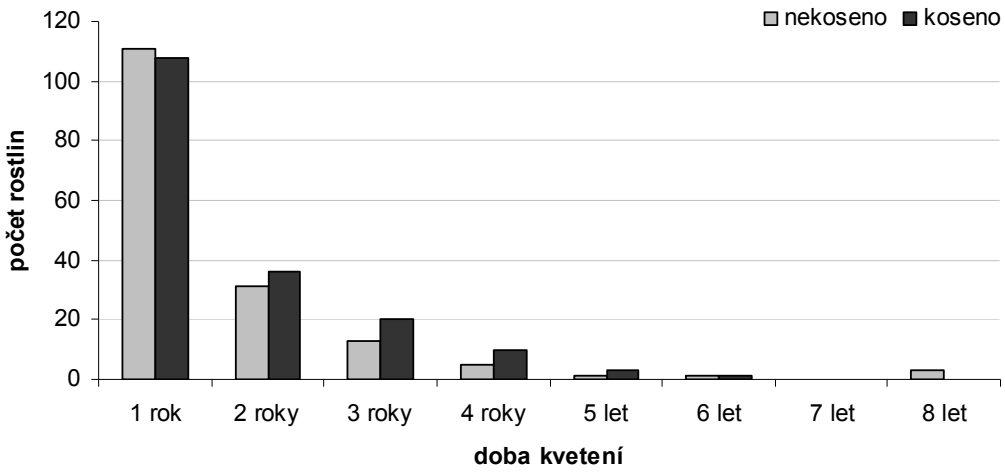
Obr. 11: Trojúhelníková G-L-F ordinace 6 maticových elasticit druhu *Pseudorchis albida* (G = růst, L = přežívání, F = reprodukce).

Výsledek testu vlivu managementu na přežívání malých semenáčků na jednotlivých lokalitách je neprůkazný ($F = 2,04$; $p > 0,05$), tzn. že kosení nemá vliv na přežívání malých semenáčků (Obr. 12). Je pouze vidět, že v kosených plochách na Kvildě malé semenáčky přežijí s větší pravděpodobností než v nekosených plochách.



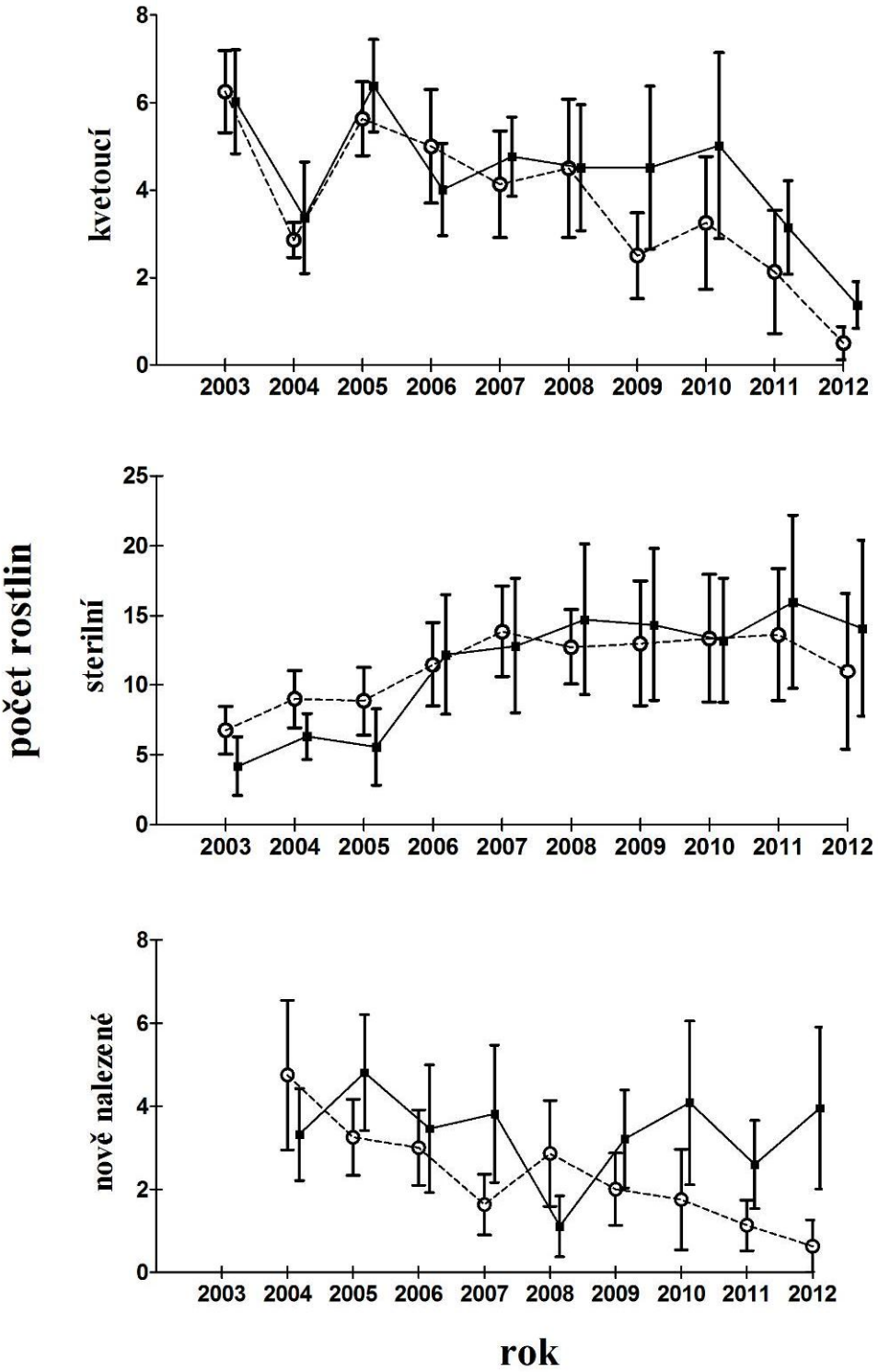
Obr 12: Vliv kosení na přežívání malých semenáčků (průměr ± 95% konfidenční interval).

Dále jsem vytvořila graf závislosti kosení na době, kterou rostliny nepřetržitě kvetly. Většina rostlin v nekosených i kosených plochách kvete pouze jeden rok a další již do kvetení neinvestuje. V kosených plochách ale více rostlin kvetlo 2-5 let po sobě, ale pouze v nekosených plochách se objevily i takové rostliny, které kvetly 8 let po sobě (Obr. 13). Nebyly pozorovány žádné rostliny, které by kvetly nepřetržitě 7 let.



Obr. 13: Vliv kosení na nepřetržitou dobu kvetení rostlin.

Dále jsem testovala pomocí metody Analýzy variance s opakovanými měřeními vliv kosení na počet kvetoucích, sterilních a nově nalezených jedinců a také na změnu biometrických parametrů u kvetoucích rostlin (počet, plocha a délka listů). Všechny testy vyšly neprůkazně ($p > 0,05$), a proto zde nejsou grafy z jejich analýz prezentovány. Lze tedy konstatovat, že kosení nemá vliv na počty rostlin v kategoriích ani na jejich biometrické parametry. Počty jedinců v jednotlivých kategoriích a jejich změny v čase jsou ukázány na Obr. 14.



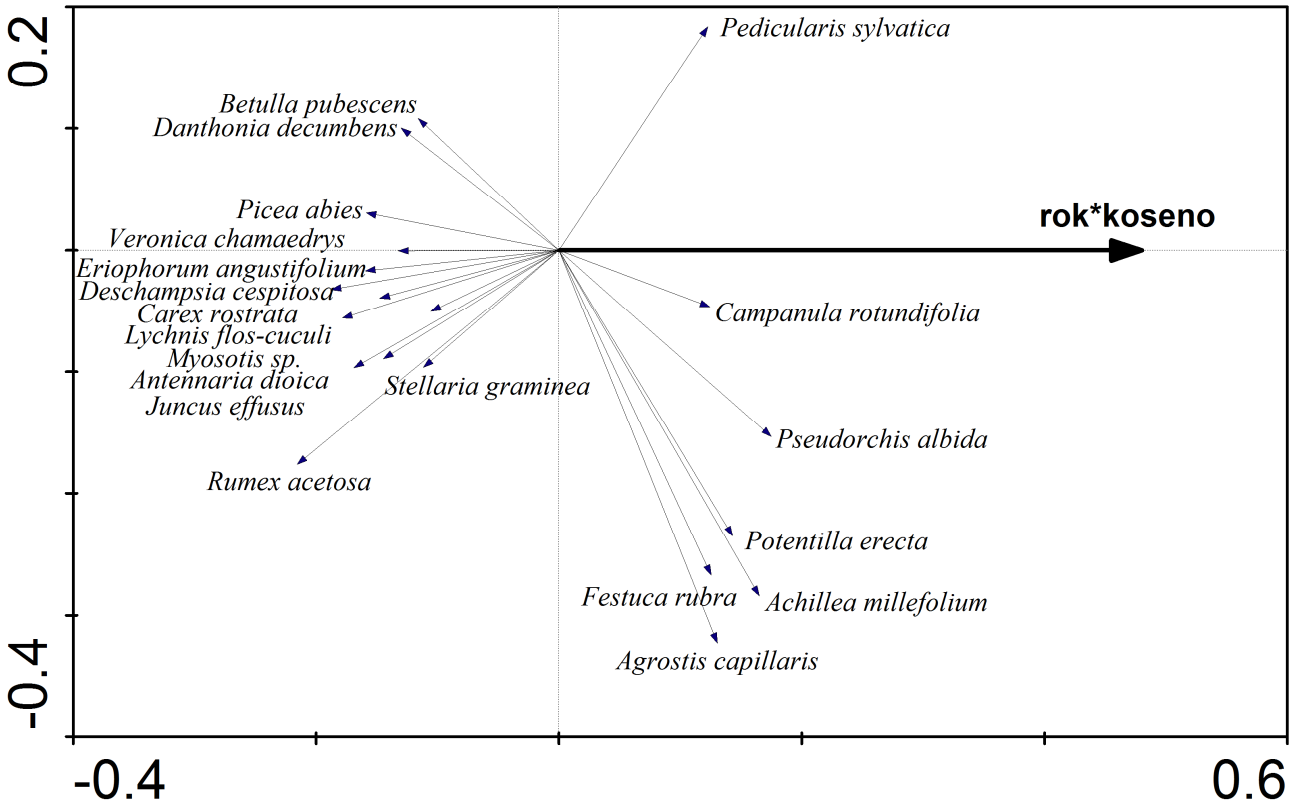
Obr. 14: Počty jedinců v určitých stádiích v jednotlivých letech na kosených a nekosených plochách (odchylky zobrazují střední chybu průměru). Prázdná kolečka představují nekosené plochy, plné čtverečky plochy kosené.

Během studie bylo nasbíráno celkem 144 fytocenologických snímků, které odhalily 78 druhů rostoucích ve společnosti s *Pseudorchis albida*. Stoprocentní výskyt měly pouze druhy *Agrostis capillaris*, *Carex pilulifera*, *Festuca rubra*, *Nardus stricta* a *Potentilla erecta*. V Tab. 4 jsou shrnuty všechny druhy objevující se s *Pseudorchis albida*, které mají větší než 75 % výskyt v plochách.

Pomocí mnohorozměrné analýzy jsem testovala, zda se s časem mění druhové složení kosených a nekosených ploch. Vliv managementu byl statisticky průkazný ($p = 0{,}001$; $F = 3{,}391$), kosení vysvětlilo 0,5 % celkové variability změn v druhovém složení v čase (Obr. 15). Souhlasný směr šipek druhů jako má interakce rok*koseno znamená, že se pokryvnost těchto druhů v kosených plochách zvětšuje nebo že klesá v nekosených plochách. Z obrázku je dobře vidět, že kosení pozitivně ovlivňuje pokryvnost druhů *Campanula rotundifolia*, *Pedicularis sylvatica* a *Pseudorchis albida* a negativní vliv má hlavně na druhy ležící v levé polovině obrázku, nejvíce kosení neprospívá druhu *Veronica chamaedrys* a dále pak druhům *Eriophorum angustifolium*, *Picea abies*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex rostrata* a *Lychnis flos-cuculi*.

Tab. 4: Přehled nejfrekventovanějších druhů vyskytujících se s *Pseudorchis albida*. Data jsou sloučená přes všechny lokality.

Druh (latinský název)	**Druh (český název)**	**Výskyt [%]**
Agrostis capillaris	psineček obecný	100
Carex pilulifera	ostřice kulkonosná	100
Festuca rubra	kostřava červená	100
Nardus stricta	smilka tuhá	100
Potentilla erecta	mochna nátržník	100
Luzula sudetica	bika sudetská	94
Veronica officinalis	rozrazil lékařský	83
Holcus mollis	medyněk měkký	78
Anthoxanthum odoratum	tomka vonná	76



Obr. 15: Ordinační diagram RDA analýzy.

6. DISKUZE

6.1 Životní cyklus a populační dynamika druhu *Pseudorchis albida*

Zástupci čeledi Orchidaceae v mírném podnebí jsou většinou dlouhověké druhy a *Pseudorchis albida* není výjimkou, jelikož některé odhady hovoří o délce života až 30 let (Reinhammar et al. 2002). Mé výsledky mohou dlouhověkost druhu potvrdit, protože se v plochách běžně vyskytovaly určití jedinci po celou dobu desetiletého pozorování. Je jasné, že délka života těchto rostlin je mnohem delší než pozorovaných 10 let, jelikož na počátku pokusu byli tito jedinci již nalezeni jako dospělé kvetoucí rostliny. Ale i mezi orchidejemi najdeme druhy, které mají krátkou délku života, příkladem takového druhu je např. *Ophrys sphegodes* – předpokládá se, že délka jeho života není delší než 4 roky (Hutchings 1987a; Hutchings 1989), dalším krátkověkým druhem je např. *Coeloglossum viride*, jehož průměrná délka života je pouze 1,5 roku (Willems, Melser 1998). Kvůli dlouhověkosti rostlin by proto populační studie takových druhů měly být prováděny po dlouhý časový úsek, abychom získali detailní informace o celém životním cyklu daného druhu (Brys et al. 2005). Počty rostlin v jednotlivých čtvercích jsou vysoce variabilní – na některých plochách počty v čase rostou a někde naopak klesají, a to nezávisle na kosení. Proto byl při prvotním výběru trvalých ploch kladen důraz na to, že rozvrhnutí bohatých a chudých čtverců s výskytem *P. albida* by mělo být rovnoměrně rozděleno mezi kosené a nekosené plochy, aby nebyly čtverce s bohatým výskytem druhu jen kosené a naopak. Tato nevyrovnanost v počtech jedinců, kdy některé plochy jsou pro růst druhu příhodnější než jiné, může výsledky modelu do jisté míry ovlivnit.

Velká variabilita v počtech kvetoucích rostlin v jednotlivých letech je velice dobře známý fenomén u vstavačovitých (Hutchings 1987b). Uvádí se, že tato variabilita může být způsobena příliš vysokou investicí rostliny do tvorby květů a tudíž neschopností vytvořit květenství i následující rok (Procházka 1980; Kull 2002; Shefferson et al. 2003). To znamená, že cena za vytvoření květního stvolu a velkého množství semen je vykoupena tím, že rostlina v následující sezoně nemusí kvést a může se objevit jen ve sterilním stavu (Kull 2002). Výsledky u druhu *P. albida* naznačují, že velká variabilita v počtech kvetoucích rostlin by mohla být způsobena tímto fenoménem, jelikož její nepřetržitá doba kvetení dosahovala u většiny rostlin pouze jednoho roku.Výše zmíněné tvrzení podporují i další výsledky. Zjistila jsem, že většina rostlin, která měla abortované květenství v důsledku klimatických vlivů a nemusela tudíž investovat do tvorby semen, byla v následujícím roce kvetoucích (40-57 %). Naopak kvetoucí rostlina, která musela vynaložit více energie při

tvorbě semen, se bude s větší pravděpodobností v dalším roce nacházet ve sterilním stavu (40-71 %) než ve kvetoucím (15-27 %). Ale naproti tomu např. Hutchings (1987b) u druhu *Ophrys sphegodes* zjistil, že pravděpodobnost tvorby květů je větší v sezóně následující po předchozím kvetení než po sterilní fázi.

Variabilita v počtu kvetoucích rostlin je také často připisována extrémním klimatickým podmínkám, zejména ranní mrazy v jarním období ovlivňují vývoj květenství (Wells 1967; Hutchings 1987a). To podporují i naše výsledky, protože abortovaná květenství jednotlivých rostlin byla pozorována většinou po období jarních mrazů. Navíc v posledních dvou letech byl na všech plochách pozorován výrazně nižší počet kvetoucích rostlin. Domnívám se, že tyto nízké počty byly způsobeny právě extrémními výkyvy teplot v jarním období. Podobných výsledků dosáhl i Wells (1967), kdy např. příliš suché období na počátku jara působilo negativně na pravděpodobnost kvetení u druhu *Spiranthes spiralis*.

Z důvodu malého počtu dormantních a juvenilních jedinců na lokalitách jsem zvolila takový přístup ke zpracování dat, že jsem se snažila zjistit variabilitu mezi jednotlivými populacemi a zanedbala jsem přitom variabilitu meziroční. Proto by bylo do budoucna zajímavé zpracovat data i druhým způsobem, tj. zanedbat náležitost k jednotlivým lokalitám a studovat tak variabilitu v populační dynmice druhu v jednotlivých letech. Slabým místem této studie je výpočet reprodukce z počtu semen vyprodukovaných kvetoucími rostlinami z důvodu neúplných dat týkajících se podzemní fáze a jejího trvání u námi zvoleného druhu. Tento přístup je totiž založen na mnoha předpokladech a může tudíž způsobit chyby v modelu (Bucharová et al. 2010). Stejný přístup zvolili ve studii o populační biologii kapradin druhu *Asplenium adulterinum* a *A. cuneifolium* Bucharová et al. (2010), u kterých autoři také neznali přesné trvání banky spór a podzemní fáze gametofytu. Různých přístupů ke zpracování demografických dat je v populační biologii rostlin k vidění mnoho. Jako další možnost je již mnou výše navrhovaný přístup a to zanedbat příslušnost k lokalitám a zaměřit se na meziroční variabilitu druhu. Takto postupovali např. Bucharová et al. (2012) ve své studii týkající se optimálního managementu druhu *Gentianella praecox* subsp. *bohemica*.

Cílem této práce bylo mimo jiné i zjistit, jaký je životní cyklus *P. albida* a jak dlouho trvají jeho specifické fáze, zejména podzemní fáze dormance. U celé čeledi vstavačovitých je typické nepravidelné objevování se rostlin nad zemí. Pro orchideje mírného pásu byla již dříve určena doba dormance, která by neměla překročit dobu max 5 let (Shefferson et al. 2001). Tato doba je v souladu s mým výsledkem, kdy nejdelší pozorovaná doba dormance druhu *P. albida* trvala 4 roky. Výše zmíněné tvrzení Sheffersona et al. (2001) o délce

dormance je ale v rozporu s výsledky některých dalších studií, které řeší dobu dormance u orchidejí. Např. u druhu *Orchis militaris* (Waite, Farrell 1998) byla pozorovaná doba dormance až 6 let, druh *Epipactis albensis* zůstal pod zemí i 11 let (Rydlo 1995) a druh *Epipactis helleborine* zůstal dormantní až po dobu 18 let (Light, MacConaill 2006). Většina rostlin druhu *P. albida* ale zůstávala pod zemí pouze jeden či dva roky, což je v souladu s dalšími studiemi zabývajícími se dormancí u čeledi Orchidaceae (Hutchings 1987a; Lesica, Steele 1994; Brzosko 2002; atd). Pokud se jedinec druhu *P. albida* neobjevil nad zemí více jak 5 let, byl již klasifikován jako mrtvý. Podobně se rozhodl Hutchings (1987a), ten za mrtvou rostlinu považoval tu, která se nad zemí neobjevila 3 a více let. Po skončení dormance se rostlina vždy s největší pravděpodobností objevila nad zemí jako sterilní růžice.

Pokud se zaměříme na rozmnožování druhu *P. albida*, tak z mých výsledků vyplývá, že minimum rostlin je schopno se rozmnožit vegetativním způsobem. Vegetativní způsob rozmnožování se objevil pouze u 8 jedinců z celkového počtu 600 rostlin. Tento počet tvoří pouze 1,3 % ze všech rostlin nacházejících se na všech lokalitách. Mé tvrzení je podpořeno informacemi z literatury, kde je udáváno, že vegetativní rozmnožování nehraje v šíření druhu prakticky žádnou roli a převážný způsob rozmnožování se děje prostřednictvím semen (Summerhayes 1968).

6.2 Vliv reprodukce na populační růst

Orchideje produkují obrovské množství lehkých a drobných semen, jejichž osud a chování v půdě je velice složité na lokalitách sledovat (Rasmussen, Whigham 1993). Z mých výsledků lze odvodit, že populační dynamika a zejména výpočet reprodukce druhu *Pseudorchis albida* jsou zcela jistě tímto problémem postihnuty. Na některých lokalitách (zejména Vchynice), kde se hlavně v prvních letech vyskytovalo malé množství kvetoucích rostlin, bylo ke konci studie nalezeno velké množství malých semenáčků. To naznačuje, že rostlina potřebuje delší dobu k tomu, aby se ze semene stal nový semenáček a cyklus se uzavřel (i Hutchings 1989). Pro nedostatek přesných dat nemohla být délka podzemní fáze určena a je potřeba dalších studií zabývajících se klíčením tohoto druhu. Z mých výsledků lze alespoň odvodit, jak velká by musela být reprodukce, aby populace dosáhla kladné růstové rychlosti. Například na lokalitě Kvilda v kosených plochách stačí k dosažení kladné růstové rychlosti stávající reprodukce. Ale naopak v nekosených plochách na lokalitě Vchynice by se musela reprodukce zvýšit až sedmkrát, aby začala tamní populace růst. Takové enormní zvýšení reprodukce naznačuje, že námi zvolený výpočet reprodukce není

zcela optimální a je nutné prostudovat podzemní fázi druhu, zejména přechod protokormu do stádia malého semenáčku.

Vliv na reprodukci může mít i herbivorie květních stvolů (Hutchings 1987a). Je jasné, že pokud je květní stvol zkonzumován herbivorem, tak se reprodukční potenciál populace snižuje (Brzosko 2002). Na mých studijních plochách byly rostliny *P. albida* také zasaženy herbivorií, na všech lokalitách byl pozorován okus květních stvolů. Zejména na lokalitě Vchynice byla pozorována jak velká míra úbytku květních stvolů, tak i celých rostlin i s jejich hlízami. Velký úbytek květních stvolů je přičítán hlavně jelenům, kteří se v blízkosti vyskytují v hojném počtu. Herbivorii kořenových hlíz mají na svědomí zejména divoká prasata a myši.

6.3 Kritická stádia životního cyklu

Výsledky z analýz elasticity naznačují, že jedinci druhu *Pseudorchis albida* setrvávají největší část svého života jako sterilní růžice nehledě na typ managementu, který byl na plochách aplikován. Proto by i jen malá změna v tomto stádiu měla velký vliv na populační růst. Na kosených plochách Zhůří a také na nekosených i kosených plochách na Kvildě se ještě za kritická stádia dají považovat přechody ze sterilní rostliny na kvetoucí a také přechod z kvetoucího jedince zpět na sterilní růžici. Elasticity těchto přechodů jsou ale ve srovnání s přechodem sterilní – sterilní rostlina výrazně nižší, a proto tyto přechody k růstu populace nepřispívají takovým způsobem, jako již výše zmíněné setrvání sterilního jedince ve sterilním stavu. Toto tvrzení je podpořeno výsledky studií Hutchingse (1987b) a Hutchingse et al. (1998), kde autoři uvádějí, že druhy *Ophrys sphegodes* a *Orchis militaris* stráví největší část svého života právě ve sterilním stavu.

6.4 Vliv kosení na populace druhu *Pseudorchis albida*

Pro ochranářsky zaměřené studie je důležité určit správný typ managementu, pod kterým bude populace druhů prosperovat. Ze zjištěných výsledků je možné říci, že mezi kosenými a nekosenými populacemi není velký rozdíl a že jedinci druhu *P. albida* spoléhají zejména na přežívání, to je podporováno i zjištěným kritickým stádiem (setrvání sterilního jedince ve sterilním stavu). Podobně i Silvertown et al. (1993), v jejich studii lze z pozice v G-L-F ordinaci možné určit, že jedinci druhu *Ophrys sphegodes* spoléhají také zejména na přežívání.

Jeřábková (2006) zjistila, že kosení má průkazný vliv na délku (a tudíž i plochu) listu. Tento výsledek byl dosažen po čtyřech letech pozorování a je možné, že úplný vliv managementu nemusel být ještě plně projeven kvůli krátké době působení na plochy. Kladného vztahu mezi tradičním obhospodařováním (kosení či pastva) a výskytem druhu *P. albida* dosáhli i Reinhammar et al. (2002), kdy v kosených plochách se počty sledovaných jedinců v určitých stádiích během pozorování zvyšovaly, ale populace na plochách nekosených zůstaly beze změn a nové rostliny tam prakticky nepřirůstaly. Mé výsledky však mezi kosenými a nekosenými plochami neukázaly žádné rozdíly v počtech rostlin v jednotlivých stádiích, v biometrických měřeních a ani v pravděpodobnosti, s jakou na plochách přežije malý semenáček. Podobných výsledků dosáhli i Sletvold et al. (2010) u druhu *Dactylorhiza lapponica*, kde kosení mělo minimální vliv na vznik nových rostlin. Dalo by se tedy říci, že výskyt *P. albida* není nutně závislý na kosení jejich lokalit. Spíše se studie přiklánějí k názoru, že výskyt druhu je závislý více na extenzivní pastvě, která tvoří drobná narušená místa pro lepší uchycení semen.

Bohužel i přes prvotní optimistické odhady provedené Jeřábkovou (2006) je nutné konstatovat, že ve skutečnosti klesá počet rostlin v kosených i nekosených plochách. Nejvíce klesá počet kvetoucích rostlin v obou typech trvalých ploch a dále také počet nově nalezených rostlin v plochách nekosených. V kosených plochách na lokalitách Kvilda a Vchynice je pokles pomalejší než v plochách nekosených, pouze populace na Kvildě v kosených čtvercích je relativně stabilní a neklesá. Trend poklesu počtu rostlin v trvalých plochách nemusí být způsoben pouze snižujícím se počtem rostlin v populaci, ale také možným stěhováním se rostlin do více přínosných míst pro jejich růst a tudíž mohou tímto způsobem trvalou plochu opustit (Jersáková, Kindlmann 2004). Možným řešením toho problému by bylo vytvořit větší množství trvalých ploch na sledovaných lokalitách, kde by byl výzkum prováděn. Ale při velkém množství pokusných ploch je pak časově náročné provést v určitém období sběr všech požadovaných demografických dat. Je možné se ale zaměřit pouze na ta stádia rostlin, ve kterých je malý počet jedinců.

LTRE analýza prokázala průkazné rozdíly v příspěvku k populačnímu růstu mezi kosenými a nekosenými plochami pouze na jedné lokalitě. Z výsledků můžeme odvodit určité trendy, které ale nejsou konstantně průkazné u všech lokalit. Můžeme říci, že kosení průkazně přispívá k přechodu sterilních rostlin na kvetoucí (lokalita Zhůří) a k setrvání sterilních rostlin ve sterilním stavu (lokalita Vchynice). Průkazný příspěvek k populačnímu růst na kosených plochách na lokalitě Kvilda je reprezentován setrváním kvetoucích rostlin v

kvetoucím stavu. Jejich populační růst je tedy udržován zejména těmito přechody. Z celkově vyššího počtu nově nalezených semenáčků v kosených plochách lze také odvodit, že kosení by mohlo pozitivně přispívat k jejich vzniku (podobně i Reinhammar et al. 2002). Tento efekt je očekávaný, protože kosení snižuje zástin ostatními rostlinami a společně s vyhrabáváním pokosené rostlinné hmoty a stařiny může mít na vznik nových semenáčků kladný vliv (Jersáková et al. 2002; Janečková et al. 2006; Sletvold et al. 2010). Pro vznik nových rostlin jsou tyto typy disturbance velice důležité (Reinhammar 1995; Reinhammar et al. 2002).

Z mé studie také vyplývá, že většina rostlin na kosených i nekosených plochách kvetla nepřetržitě pouze jeden rok a pouze třikrát za celou dobu pozorování se v nekosených plochách objevilo nepřetržité kvetení trvající 8 let. Pro porovnání, většina rostlin u *Orchis morio* kvetla 9 let, u *Dactylorhiza sambucina* 6 let a u druhů *Orchis ustulata* a *Gymnadenia conopsea* trvalo nepřetržité kvetení 3 roky (Kull 2002).

Druh *Pseudorchis albida* je v Evropě vázaný především na smilkové porosty, jsou to společenstva např. typu Nardo-Agrostion tenius či horské trávníky typu Violion caninae (Jersáková et al. 2011). Ve společenstvu s *P. albida* se vyskytuje několik druhů, které jsou přítomny na všech jejích lokalitách. To potvrzuje i studie Reinhammara et al. (2002), kteří zjistili podobný výsledek u tohoto druhu, a dokonce 3 druhy rostlin byly stejné jako na plochách na Šumavě.

Průkazný výsledek byl nalezen ve složení společenstva v kosených a nekosených plochách. RDA analýza ukázala, že kosení podporuje růst druhu *P. albida* a i dalších konkurenčně slabších druhů (např. *Pedicularis sylvatica* či *Campanula rotundifolia*). Ke stejným výsledkům došla i Jeřábková (2006). Naopak tento typ managementu neprospívá druhům, které zvolené lokality na Šumavě celkem úspěšně zarůstají (např. *Betula pubescens*, *Rumex acetosa* či *Juncus effusus*), a proto by kosení mohlo pomoci zabránit spontánní sukcesi těchto konkurenčně schopnějších druhů.

7. ZÁVĚR A DOPORUČENÍ PRO OCHRANU DRUHU

Hlavním cílem této diplomové práce bylo prostudovat populační dynamiku druhu *Pseudorchis albida*, zjistit, které fáze životního cyklu mají největší vliv na růst těchto populací, a také určit, zda za velkým úbytkem populací opravdu stojí upouštění od tradičního hospodaření užitím kosení experimentálních ploch.

Z výsledků mé studie vyplývá, že absence kosení není hlavní příčinou úbytku populací, jelikož mezi kosenými a nekosenými plochami nebyl v chování populace skoro žádný rozdíl. Pro ochranu druhu je tedy nutné zjistit, jaký typ managementu je nejvhodnější pro lokality s výskytem *P. albida*. Byl by vhodný další výzkum týkající se vlivu případného spásání lokalit na populace, jelikož v NP Šumava nebyl možný tento typ managementu uskutečnit. Dále je potřeba určit dobu, za kterou se ze semene stane malý semenáček objevující se nad zemí, protože tato fáze nebyla kvůli nedostatku přesných dat určena.

Pseudorchis albida je druhem, jehož výskyt klesá v celém evropském areálu, a proto by mu měla být věnována velká pozornost při určování správného typu managementu, aby se osud jeho populací dal obrátit ke kladnému populačnímu růstu.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Batty, A.L., Dixon, K.W., Brundrett, M., Sivasithamparam, K. (2001): Constraints to symbiotic germination of terrestrial orchid seed in a mediterranean bushland. New Phytologist, 152: 511-520.

Baumann, H., Künkele, S., Lorenz, R. (2009): Orchideje Evropy a přilehlých oblastí. Academia, Praha, Česká republika.

Boyce, M.S. (1992): Population viability analysis. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 23: 481-506.

Brook, B.W., O´Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R., Frankham, R. (2000): Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. Nature, 404: 385-387.

Brys, R., Jacquemyn, H., Endels, P., de Blust, G., Hermy, M. (2005): Effect of habitat deterioration on population dynamics and extinction risks in a previously common perennial. Conservation Biology, 19: 1633-1643.

Brzosko, E. (2002): Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland). Botanical Journal of the Linnean Society, 139: 67-77.

Bucharová, A., Brabec, J., Münzbergová, Z. (2012): Effect of land use and climate change on the future fate of populations of an endemic species in central Europe. Biological Conservation, 145: 39-47.

Bucharová, A., Münzbergová, Z., Tájek, P. (2010): Population biology of two rare fern species: long life and long-lasting stability. American Journal of Botany, 97 (8): 1260-1271.

Caswell, H. (1978): A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. Theoretical Population Biology, 14: 215-230.

Caswell, H. (1989): Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.

Caswell, H. (1996): Analysis of life table response experiments. II. Alternative parameterizations for size- and stage-structured models. Ecological Modelling, 88: 73-82.

Caswell, H. (2000): Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. Ecology, 81: 619-627.

Caswell, H. (2001): Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.

Cauwet, A.-M. et Balayer, M. (1986): Les Orchidées du Bassin Méditerranéen. Contribution à l'étude caryologique des espèces des Pyrénées-Orientales (France) et contrées limitrophes. II.. Tribu des Ophrydeae Lindl. pro parte. Bulletin de la Societe botanique de France - Lettres botaniques 133 : 265-277.

Coates, F., Lunt, I.D., Trembaly, R.L. (2006): Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D.L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. Biological Conservation, 129: 59-69.

Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E., Possingham, H. (2001): The use and abuse of population viability analysis. Trends in Ecology and Evolution, 16 (5): 219-222.

Cribb, P.H., Kell, S.P., Dixon, K.W., Barrett, R.L. (2003): Orchid conservation: a global perspective. In: Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L., Cribb, P.J. (eds): Orchid Conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Borneo, pp. 1-24.

Černá, L., Gabrielová, J., Münzbergová, Z., Rybka, V. (2011): Změny v rozšíření kriticky ohrožených druhů rostlin v České republice na základě síťových map. Příroda, 31: 281-298.

de Kroon, H., van Groenendael, J., Ehrlén, J. (2000): Elasticities: a review of methods and model limitations. Ecology, 81 (3): 607-618.

Dostálek, T. (2009): Population biology and genetics of rare plant species. Ph.D. Thesis. Charles University, Prague, Czech Republic.

Dostálek, T., Münzbergová, Z. (2013): Comparative population biology of critically endangered *Dracocephalum austriacum* (Lamiaceae) in two distant regions. Folia Geobotanica, 48: 75-93.

Duffy, K.J., Fay, M.F., Smith, R.J., Stout, J.C. (2011): Population genetics and conservation of the small white orchid, *Pseudorchis albida*, in Ireland. Biology and environment: Proceedings of the Royal Irish Academy, 111B: 1-9.

Dykyjová, D. (2003): Ekologie středoevropských orchidejí. KOPP, České Budějovice, Česká republika.

Ellner, S.P., Fieberg, J., Ludwig, D., Wilcox, Ch. (2002): Precision of population viability analysis. Conservation Biology, 16: 258-261.

Ezard, T.H.G., Bullock, J.M., Dalgleish, H.J., Millon, A., Pelletier, F., Ozgul, A., Koons, D.N. (2010): Matrix models for changeable world: the importance of transient dynamics in population management. Journal of Applied Ecology, 47: 515-523.

Farrell, L. (1991): Population changes and management of *Orchis militaris* at two sites in England. In: Wells, T.C.E., Willems, J.H. (eds): Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 63-68.

Farrell, L., Fitzgerald, R. (1989): The Nature Conservancy Council and orchid conservation. In: Pritchard, H.W. (ed): Modern methods in orchid conservation: The role of physiology, ecology and management. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain, pp. 147-151.

Fay, M.F., Chase, M.W. (2009): Orchid biology: from Linnaeus via Darwin to the 21st century. Annals of Botany, 104: 359-364.

Fiedler, P.L. (1987): Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* pursh: Liliaceae). Journal of Ecology, 75: 977-995.

Gabrielová, J., Münzbergová, Z., Husáková, I., Chrtek, J. (2011): Kriticky ohrožené druhy rostlin České republiky: Jak se odlišují svými biologickými a ekologickými vlastnostmi od hojných druhů? Příroda, 31: 247-279.

Grulich, V. (2012): Red List of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. Preslia, 84: 631-645.

Heinken-Šmídová, A. (2012): Study of factors influencing population dynamics of the plant species *Ligularia sibirica* (L.) Cass. Ph.D. Thesis, Palacký University, Olomouc, Czech Republic.

Hutchings, M.J. (1987a): The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. Journal of Ecology, 75: 711-727.

Hutchings, M.J. (1987b): The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. II. Temporal patterns in behaviour. Journal of Ecology, 75: 729-742.

Hutchings, M.J. (1989): Population biology and conservation of *Ophrys sphegodes*. In: Pritchard, H.W. (ed): Modern methods in orchid conservation: The role of physiology, ecology and management. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain, pp. 101-115.

Hutchings, M.J., Mendoza, A., Havers, W. (1998): Demographic properties of an outlier populations of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in England. Botanical Journal of the Linnean Society, 126: 95-107.

Chytrý, M., Kučera, T., Kočí, M. (2001): Katalog biotopů České republiky. AOPK ČR, Praha, Česká republika.

Jacquemyn, H., Brys, R., Hermy, M., Willems, J.H. (2007): Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands. Biological Conservation 134: 14-21.

Janečková, P., Wotavová, K., Schödelbauerová, I., Jersáková, J., Kindlmann, P. (2006): Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. Biological Conservation, 129: 40-49.

Jersáková, J., Kindlmann, P. (2004): Zásady péče o orchidejová stanoviště. KOPP, České Budějovice, Česká reublika.

Jersáková, J., Kindlmann, P., Stříteský, M. (2002): Population dynamics of *Orchis morio* in the Czech Republic under human influence. In: Kull, T., Arditti, J. (eds): Orchid biology: Reviews and perspectives, VIII. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 209-224.

Jersáková, J., Malinová, T. (2007): Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. New Phytologist, 176: 237-241.

Jersáková, J., Malinová, T., Jeřábková, K., Dötterl, S. (2011): Biological Flora of the British Isles: *Pseudorchis albida* (L.) Á. & D. Löve. Journal of Ecology, 99: 1282-1298.

Jeřábková, K. (2006): Výzkum ekologických nároků a optimálního managementu běloprstky bělavé (*Pseudorchis albida*). Diplomová práce. ČZU, Praha, Česká republika.

Klein, E. (2000): *Pseudorchis albida* subsp. *tricuspis* (BECK) KLEIN stat. nov., eine weitgehend, übersehene, calcicole, alpisch-boreale Sippe (*Orchidaceae – Orchideae*). Phyton (Horn, Austria), 40 (1): 141-159.

Koopowitz, H., Lavarck, P.S., Dixon, K.W. (2003): The nature of threats to orchid conservation. In: Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L., Cribb, P.J. (eds): Orchid Conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Borneo, pp. 25-42.

Kull, T. (2002): Population dynamics of north temperate orchids. In: Kull, T., Arditti, J. (eds): Orchid biology: Reviews and perspectives, VIII. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 139-165.

Kull, T., Kull, K. (1991): Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia. In: Wells, T.C.E., Willems, J.H. (eds): Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 69-76.

Kumpošt, J. (2001): Přechodové matice v populačně ekologickém přístupu k druhové ochraně. Příroda, 19: 35-44.

Lefkovitch, L.P. (1965): The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics, 21: 1-18.

Lesica, P., Steele, B.M. (1994): Prolonged dormancy in vascular plants and implications for monitoring studies. Natural Areas Journal, 14: 209-212.

Light, M.H.S., MacConaill, M. (2006): Appearance and disappearance of a weedy orchid, *Epipactis helleborine*. Folia Geobotanica, 41 (1): 77-93.

Marhoul, P., Brejšková, L., Cepáková, E., Volf, O. (2003): Záchranné programy živočichů v České republice. Jak dál? Příroda, 58 (6): 175-179.

McKendrick, S.L., Leake, J.R., Taylor, D.L., Read, D.J. (2000): Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. New Phytologist, 145: 523-537.

Menges, E.S. (2000): Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. Trends in Ecology and Evolution, 15: 51-56.

Mills, L.S., Lindberg, M.S. (2002): Sensitivity analysis to evaluate the consequences of conservation actions. In: Beissinger, S.R., McCullough, D.R. (eds): Population viability analysis. The University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 339-366.

Münzbergová, Z. (2005): Determinants of species rarity: population growth rates of species sharing the same habitat. American Journal of Botany, 92 (12): 1987-1994.

Münzbergová, Z. (2006): Effect of population size on the prospect of species survival. Folia Geobotanica, 41: 137-150.

Münzbergová, Z. (2007): Population dynamics of diploid and hexaploid populations of a perennial herb. Annals of Botany, 100: 1259-1270.

Münzbergová, Z., Ehrlén, J. (2005): How best to collect demographic data for population viability analysis models. Journal of Applied Ecology, 42: 1115-1120.

Nash, N., Barrett, R.L., Oakeley, H.F., Chalmers, I., Richards, H. (2003): Role of orchid societies and growers in conservation. In: Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L., Cribb, P.J. (eds): Orchid Conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Borneo, pp. 313-328.

Oostermeijer, J.G.B., Brugman, M.L., de Boer, E.R., den Nijs, H.C.M. (1996): Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. Journal of Ecology, 84: 153-166.

Průša, D. (2005): Orchideje České republiky. Computer Press, Brno, Česká republika.

Rasmussen, H.N. (1995): Terrestrial Orchids – From Seed to Mycotrophic Plant. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Rasmussen, H.N. (2002): Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. Plant and Soil 244: 149–163.

Rasmussen, H.N., Pedersen, H. (2011): *Cypripedium calceolus* germination in situ: seed longevity, and dormancy breakage by long incubation and cold winters. European Journal of Environmental Sciences, 1 (2): 69-70.

Rasmussen, H.N., Whigham, D.F. (1993): Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. American Journal of Botany, 80 (12): 1374-1378.

Reed, J.M., Mills, L.S., Dunning Jr., J.B., Menges, E.S., McKelvey, K.S., Frye, R., Beissinger, S.R., Anstett, M.-Ch., Miller, P. (2002): Emerging issues in population viability analysis. Conservation Biology, 16: 7-19.

Reinhammar, L.-G. (1995): Evidence for two distinctive species of *Pseudorchis* (Orchidaceae) in Scandinavia. Nordic Journal of Botany, 15 (5): 469-481.

Reinhammar, L.-G., Hedrén, M. (1998): Allozyme differentiation between lowland and alpine populations of *Pseudorchis albida* s.lat. (Orchidaceae) in Sweden. Nordic Journal of Botany, 18 (1): 7-14.

Reinhammar, L.-G., Olsson, E.G., Sørmeland, E. (2002): Conservation biology of an endangered grassland plant species, *Pseudorchis albida*, with some references to the closely related alpine *P. straminea* (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 139: 47-66.

Reinhammer, L.-G. (1998): Systematics of *Pseudorchis albida* s.l. (Orchidaceae) in Europe and North America. Botanical Journal of the Linnean Society, 126: 363-382.

Rohde, A., Bhalerao, R.P. (2007): Plant dormancy in the perennial context. Trends in Plant Science, 12 (5): 217-223.

Rydlo, J. (1995): Long-term observation of the *Epipactis albensis* populations on the permanent plot in the Libicky luh floodplain forest. Muzeum a současnost, Roztoky, ser. natur., 9: 81-98.

Shefferson, R.P. (2002): Dormancy and survival in rare terrestrial orchids. In: Kindlmann, P., Willems, J.H., Whigham, D.F. (eds): Trends and fluctuations and underlying mechanism in terrestrial orchid populations. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 53-64.

Shefferson, R.P. (2006): Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady´s slipper orchids, genus *Cypripedium*. Oikos, 115: 253-262.

Shefferson, R.P. (2009): The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants. Journal of Ecology, 97: 1000-1009.

Shefferson, R.P., Kull, T., Tali, K. (2005): Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. Ecology, 86 (11): 3099-3104.

Shefferson, R.P., Proper, J., Beissinger, S.R., Simms, E.L. (2003): Life history trade-offs in a rare orchid: the costs of flowering, dormancy, and sprouting. Ecology, 84 (5): 1199-1206.

Shefferson, R.P., Sandercock, B.K., Proper, J., Beisseinger, S.R. (2001): Estimating dormancy and survival of a rare herbaceous perennial using mark-recapture models. Ecology, 82 (1): 145-156.

Schopp-Guth, A., Maas, D., Pfadenhauer, J. (1994): Influence of management on the seed production and seed bank of calcareous fen species. Journal of Vegetation Science, 5: 569-578.

Silvertown, J., Franco, M., Menges, E. (1996): Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. Conservation Biology, 10: 591-597.

Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A. (1993): Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology, 81: 465-476.

Sletvold, N., Øien, D.-I., Moen, A. (2010): Long-term influence of mowing on population dynamics in the rare orchid *Dactylorhiza lapponica*: the importance of recruitment and seed production. Biological Conservation, 143: 747-755.

Summerhayes, V.S. (1968): Wild Orchids of Britain. Collins, London, United Kingdom.

Štěpánková, J. (ed) (2010): Květena České republiky 8. Academia, Praha, Česká republika.

Štípková, Z. (2010): Vliv managementu na populační dynamiku silně ohroženého druhu *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). [Effect of management on population dynamics of an endangered species *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). Bc. Thesis, in Czech]. – 50 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Tamm, C.O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos 23: 23-28.

Tkadlec, E. (2008): Populační ekologie. Struktura, růst a dynamika populací. Univerzita Palackého, Olomouc, Česká republika.

Tremblay, R.L., Hutchings, M.J. (2003): Population dynamics in orchid conservation: a review of analytical methods, based on the rare species *Lepanthes eltoroensis*. In: Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L., Cribb, P.J. (eds): Orchid Conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Borneo, pp. 183-204.

Vanhecke, L.E.M. (1991): Population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa* in relation to topography and inundation. In: Wells, T.C.E., Willems, J.H. (eds): Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 15-32.

Waite, S., Farrell, L. (1998): Population biology of the rare military orchid (*Orchis militaris* L.) at an established site in Suffolk, England. Botanical Journal of the Linnean Society, 126: 109-121.

Waite, S., Hutchings, M.J. (1991): The effects of different management regimes on the population dynamics of *Ophrys sphegodes*: analysis and description using matrix models. In: Wells, T.C.E., Willems, J.H. (eds): Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 161-175.

Wells, T.C.E. (1967): Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nautre Reserve, Bedfordshire, 1962-65. Journal of Ecology, 55: 83-99.

Whigham, D.F., O´Neill, J.P., Rasmussen, H.N., Caldwell, B.A., McCormick, M.K. (2006): Seed longevity in terrestrial orchids – potential for persistent in situ seed banks. Biological Conservation, 129: 24-30.

Willems, J.H. (1982): Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in the Netherlands, 1972 to 1981. New Phytologist, 91: 757-765.

Willems, J.H., Bik, L. (1991): Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. In: Wells, T.C.E., Willems, J.H. (eds): Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 33-45.

Willems, J.H., Melser, C. (1998): Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in The Netherlands. Botanical Journal of the Linnean Society, 126: 83-93.

9. PŘÍLOHY

Příloha 1: **Přehled přechodových matic na jednotlivých lokalitách**. Tabulka nalevo ukazuje nekosené plochy, tabulka napravo plochy kosené. Čísla udávají počet jedinců přešlých mezi stádii, v prvním řádku a sloupci vyjadřují stádium rostliny, dále řádek je čas *t* a sloupec vyjadřuje čas *t+1*.

a) Zhůří

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	24	0	0	0	0	0
2	6	111	25	1	8	11
3	0	18	10	4	0	0
	0	5	2	1	0	0
5	0	17	4	0	17	0
6	3	3	3	1	1	2
mrtvé	6	13	4	0	5	0

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	7	0	0	0	0	0
2	5	38	30	2	1	0
3	0	21	9	4	0	0
4	0	6	3	1	0	0
5	0	5	1	0	2	0
6	0	0	0	0	0	0
mrtvé	4	9	5	0	4	0

b) Kvilda

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	35	0	0	0	0	0
2	9	171	73	1	11	7
3	0	61	15	4	0	0
4	0	3	1	0	0	0
5	0	25	6	0	11	0
6	2	4	1	0	0	3
mrtvé	16	18	7	1	6	0

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	50	0	0	0	0	0
2	13	179	84	5	7	9
3	0	74	37	6	0	1
4	0	9	5	1	0	0
5	0	16	4	1	15	0
6	5	1	4	0	0	4
mrtvé	15	12	3	0	6	0

c) Vchynice

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	27	0	0	0	0	0
2	18	123	57	6	8	9
3	0	43	27	20	1	1
4	0	21	10	9	0	0
5	0	24	2	0	13	0
6	1	5	4	0	0	2
mrtvé	18	40	25	4	11	0

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
1	47	0	0	0	0	0
2	29	176	36	11	11	20
3	1	26	18	21	1	1
4	0	22	16	13	0	0
5	0	36	2	0	26	0
6	7	10	3	1	0	8
mrtvé	37	41	16	6	13	0

Příloha 2: Fotodokumentace

Obr. 1: Juvenilní, sterilní a kvetoucí jedinci druhu *Pseudorchis albida*.

Obr. 2: Mladé a odumírající kořenové hlízy.

Obr. 3: Zaměřování rostlin pomocí pásem.

Obr. 4: Pohled na trvalou plochu s označenými jedinci druhu *Pseudorchis albida*.

Obr. 5: Kosení lokalit.

Obr. 6: Pohled na kosené a nekosené plochy na dolní louce loklity Vchynice.

Obr. 7: Disturbance na lokalitě Vchynice způsobená divokými prasaty.