

## Sekundární sukcese vřesovišť v Národním parku Podyjí po vypálení a pokosení: využití pro management

Secondary succession of heathlands in the Podyjí National Park after burning and cutting: management applications

Iva SEDLÁKOVÁ a Milan CHYTRÝ

*Katedra systematické botaniky a geobotaniky Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity, Kotlářská 2, CZ-611 37 Brno, e-mail: sedlak@sci.muni.cz, chytry@sci.muni.cz*

**Abstrakt:** Vřesoviště v Národním parku Podyjí byla ještě v 19. století intenzivně vypásána, ve 20. století však už byla takto využívána spíše příležitostně. Hlavním "managementem" byly náhodně vzniklé požáry. Při dlouhodobém zanedbání managementu by vřesoviště mohla být ohrožena odumíráním přestárých populací vřesu a přeměnou v suchý trávník. Proto jsme založili pokusy, které měly ověřit, zda vypalování a kosení jako tradiční typy managementu západoevropských vřesovišť povedou k obnově a zmlazení vřesovišť i v NP Podyjí. Na šesti trvalých plochách byla po dobu šesti let sledována sekundární sukcese po vypálení středně silným ohněm, vypálení slabým ohněm a po pokosení. Po vypálení došlo ve všech plochách k vegetativní regeneraci vřesu. Na ploše původně porostlé zapojeným vřesovištěm se oheň díky dostatku suché dřevní hmoty rozhořel středně silně. To stačilo ke zničení mechového polštáře, opadu, větví keříčků a k odkrytí povrchu půdy, čímž bylo umožněno vyklíčení vřesu ze semen. Naproti tomu na plochách s rozvolněnou mozaikou vřesu a bylin vznikl oheň o nízké intenzitě, který nestačil k obnažení minerální půdy, a proto prakticky veškerá regenerace vřesu byla pouze vegetativní a vřesoviště se obnovovalo pomalu. Pokosení umožnilo v prvních letech zvýšení pokryvnosti trav na prosvětlených místech. Regenerace vřesu sice probíhala, ale při zachování mechových polštářů a humusu byla také převážně vegetativní a pomalejší. Pro ochranu přírody v našich podmínkách navrhuje management založený na občasném vypalování úzkých pásů vřesoviště v kombinaci s pastvou ovcí nebo koz.

**Klíčová slova:** *Calluna vulgaris*, sekundární sukcese, trvalé plochy  
**Keywords:** *Calluna vulgaris*, secondary succession, permanent plots

### Úvod

Vřesoviště v západní a střední Evropě jsou převážně sekundární vegetací vzniklou na místě bývalých lesů, zpravidla acidofilních doubrav (Gimingham 1972, de Smidt 1979, Hüppe 1993, Ellenberg 1996). Vyskytují se na kyselých, živinami chudých půdách, kde jsou zvýhodněny keříčky oproti kompetičně silnějším, ale na živiny náročnějším bylinám. Všechny tradiční systémy managementu vřesovišť zahrnovaly pravidelné ochuzování ekosystému o živiny, a tím zvýhodňovaly vegetaci s dominantní *Calluna vulgaris*. Gimingham (1994) popisuje pět hlavních typů tradičního managementu vřesovišť v západní Evropě:

1. pastva ovcí a skotu,
2. kontrolované vypalování, po kterém následuje rychlá vegetativní nebo generativní regenerace vřesu,

3. kosení s odnosem pokosené biomasy, kdy stonky vřesu byly používány jako střešní krytina nebo na jiné účely,
4. tzv. Plaggenhieβ, tj. stržení drnů a jejich využití na otop, podestýlku do stáje nebo jako organické hnojení na pole,
5. periodická kultivace s pěstováním pohanky nebo žita.

Dramatické snížení plochy západoevropských vřesovišť v posledních desetiletích je způsobeno zejména eutrofizací půd. Akumulace živin v ekosystému je důsledkem depozice atmosférického dusíku (Aerts et Heil 1993, Marrs 1993, Steubing 1993) a ústupu od tradičního managementu (van Rheenen et al. 1995).

V relativně kontinentálním klimatu střední Evropy dosahuje *Calluna vulgaris* a ostatní vřesovištní druhy hranice svých ekologických možností a často i hranice areálu. Jejich konkurenční schopnost je proto omezená a vřesoviště, tak typická pro atlantskou část Evropy, jsou ve střední Evropě vegetací poměrně vzácnou (Schubert 1960). Menší plochy vřesovišť se však dají nalézt i v suchých a klimaticky kontinentálních částech střední Evropy, např. v údolí Rýna (Korneck 1974), ve středním a východním Německu (Schubert 1960), středních Čechách (Kubíková 1976, Kubíková et Molíková 1981) a na západních a severozápadních obvodech panonské oblasti (Eliáš 1986, Vozárová 1986, Ambrozek et Chytrý 1990, Chytrý et al. 1997). V těchto oblastech je však počet vřesovištních druhů oproti západní Evropě výrazně nižší a často zůstávají pouze *Calluna vulgaris* a *Genista pilosa* nebo dokonce jen sám vřes. Na druhé straně se ve vegetaci středoevropských vřesovišť nachází větší množství druhů kontinentálních suchých trávníků.

Stejně jako v západní Evropě, jsou i vřesoviště v suchých oblastech střední Evropy na ústupu kvůli akumulaci živin způsobené opuštěním tradičního managementu a atmosférickými depozicemi. Návrh ochranných plánů péče pro středoevropská vřesoviště je komplikován nedostatečnými znalostmi tradičního managementu, protože tato vegetace byla pravděpodobně vždy vzácná, rozdělená do malých, víceméně izolovaných ostrůvků, a existuje velmi málo historických pramenů o jejím obhospodařování. Vřes je v podmínkách kontinentálního klimatu méně vitální a pravděpodobně trpí letním suchem nebo zimním vymrzáním (Gimingham 1960, Rosén 1995). Proto je na místě obava, že některé dobře známé metody managementu používané v západní Evropě, zejména vypalování, mohou vést spíše k zániku než k regeneraci středoevropských vřesovišť. Pokusy provedené v této práci mají za cíl otestovat dvě tradiční západoevropské metody managementu vřesovišť, vypálení a pokosení vřesu, v relativně kontinentální východní části Národního parku Podyjí.

### **Přírodní poměry a historie vřesovišť na Znojemsku**

Vřesoviště ve východní části Národního parku Podyjí se táhnou v pruhu krajiny od vrcholové plošiny Kraví hory jižně od Znojma směrem na jihojihozápad až po kopce západně od rakouského města Retz. Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 8–9 °C, průměrný roční úhrn srážek je kolem 550 mm (Veseký 1961). Lehce zvlněná krajina okrajového svahu Českého masívu na biotickém granitu v nadmořské výšce 300–340 m je pokryta mozaikou teplomilných vřesovišť (*Carici humilis-Callunetum*) a suchých stepních trávníků (*Potentillo arenariae-Agrostietum vinealis*), vyvinutých na rankerových půdách (Ambrozek et Chytrý 1990, Chytrý et al. 1997). Vřesoviště jsou druhově bohatá s konstantním zastoupením druhů *Calluna vulgaris*, *Genista pilosa*, *Avenula pratensis*, *Agrostis vinealis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Hypericum perforatum*, *Hieracium pilosella*,

*Asperula cynanchica*, *Pimpinella saxifraga*, *Rumex acetosella*, *Dianthus* cf. *pontederae*, *Luzula campestris* a *Carex humilis*.

Původ této vegetace je výhradně sekundární, podmíněný dlouhodobou činností člověka. Jedná se převážně o náhradní společenstva teplomilných doubrav asociace *Sorbo torminalis-Quercetum*. Pruh krajiny s vřesovišti se táhne podél hranice starosídelní oblasti a částečně odlesnění lze patrně předpokládat už v neolitu. Mírné terénní vyvýšeniny na silikátových horninách s mělkou půdou se nikdy v minulosti nehodily pro obdělávání, a byly proto nejspíše využívány jako pastevní lesy a později jako nelesní pastviny. Vypovídá o tom např. staré slovanské jméno Gollitsch pro kopec na západním okraji rakouského Retzu, vzdáleného asi 4 km od státní hranice, kde jsou dnes podobná vřesoviště jako na české straně.

Podle indikačních skic ke katastrům z let 1824 a 1879, uložených v Moravském zemském archívu v Brně, byla v minulém století odlesněna celá plocha dnešních vřesovišť a také mnohé dnes zalesněné plochy v sousedství. Například byla odlesněna plošina na západ od obcí Popice a Havraníky prakticky až po údolí Dyje. Odlesněné plochy byly tehdy využívány jako obecní pastviny. Otázkou zůstává, zda v minulosti převládal na nelesních plochách suchý trávník nebo vřesoviště. Vřesoviště s jistotou existovala ve druhé polovině 19. století, kdy se o nich zmiňuje Oborny (1879). Domníváme se však, že jsou mnohem starší a jejich vznik pravděpodobně souvisel s nějakými dávnými disturbancemi suchých trávníků (Sedláková et Chytrý, v tisku, b).

Lze předpokládat, že na obecní pastviny byla v minulém století vyháněna smíšená stáda dobytka, nicméně je pravděpodobné, že na málo produktivních suchých trávnících a vřesovištích byly většinou paseny méně náročné ovce a kozy (viz např. jméno kopce Schafberg u nedalekého rakouského Waitzendorfu), zatímco k pastvě skotu byly při tehdejší trojhonném hospodaření využívány hlavně úhory. Chov ovcí byl na Moravě v první polovině 19. století velmi rozvinut a v době své kulminace kolem roku 1840 měl právě tehdejší znojemský kraj s 67 kusy na 100 ha zemědělské půdy jednu z největších hustot ovcí na Moravě (Albert 1960). V posledních dekádách 19. století však došlo k dramatickému snížení stavu ovcí, protože se jejich chov stal z různých příčin neekonomický, mj. kvůli konkurenci levné zámořské vlny. Zatímco ještě v roce 1869 bylo v tehdejší soudním okrese Znojmo zaznamenáno 40 ovcí na 100 ha zemědělské půdy, v roce 1900 to byl pouhý 1 kus (Albert 1960). K analogickému vývoji došlo i v přilehlé části Rakouska a po povodních v Retzu v roce 1874 byla zalesněna značná část tehdy už nepotřebných pastvin na kopci Spittelmais nad městem (Resch 1951, sec. Bassler 1997). Na české straně bylo původní německé obyvatelstvo po 2. světové válce vysídleno, a proto je obtížné získat svědectví starousedlíků o využívání vřesovišť v první polovině 20. století. Petříček (in litt.) zjistil od starousedlíků v obci Šaldorf, že na části vřesovišť se páslo po roce 1945. Bassler (1997) však dotazováním starších lidí z nedalekých rakouských obcí zjistila, že si nikdo na pastvu na vřesovištích nevzpomíná. Je proto nanejvýš pravděpodobné, že vřesoviště na Znojmsku byla během celého 20. století spásána jen ojedinelé. Značná část nespásaných ploch byla zalesněna po 2. světové válce borovicí lesní, dubem zimním a akátům, zejména v území mezi obcemi Popice a Havraníky a údolím Dyje, kde je na leteckých měřičských snímcích z let 1952–1953 patrná mladá výsadba a částečně zřejmě i spontánní nálet.

Zvláštní historii mělo vřesoviště na Kraví hoře u Znojma, kde bylo před 2. světovou válkou vojenská cvičiště a zapojená nelesní vegetace byla narušována vytvářením okopů apod. Na uvolněné půdě, nezarostlé zapojenou vegetací, mohly snadněji vyklíčit náletové dřeviny jako bříza, borovice, osika nebo akát, případně šípky, hlohy a jiné keře. Ty rostou

na podobných místech ve skupinách a když začnou produkovat semena, pronikají postupně i do okolních zapojených bylinných nebo vřesovištních porostů. Jak ukázaly pokusy s odstraněním drnů (Sedláková et Chytrý, v tisku, b), mohl "vojenský management", doprovázený obnažováním holé půdy, vést ke zmlazování a šíření vřesoviště. Právě na Kraví hoře jsou dnes vřesovištní porosty nejrozsáhlejší a nejhustěji zapojené.

V historii vřesovištní vegetace hrály asi vždy významnou roli náhodně vzniklé požáry. Množství suché dřevní hmoty je ve vřesovištním porostu značné a při delších obdobích bez srážek porost i půda silně vysychají, takže požár se může snadno a rychle šířit. Od 2. poloviny 80. let, kdy vřesoviště pravidelně sledujeme, jsme sami zaznamenali v různých místech vznik požárů o rozsahu od stovek čtverečních metrů až po několik hektarů. Náhodné požáry je nutno v tomto území považovat za přirozenou součást tradičního managementu a jak bude ukázáno dále, jsou patrně jedním z hlavních faktorů udržujících vřesovištní vegetaci. Nepochybně však je v území mnoho ploch, které nebyly ohněm zasaženy po mnoho desetiletí.

Dlouhodobá absence pastvy a na mnoha místech i absence požárů se projevují jednak expanzí dřevin, jako je šipek, hloh, bříza, borovice a akát, jednak stárnutím populací vřesu. Provedeme-li srovnání s tzv. vřesovým cyklem (Barclay-Estrup et Gimingham 1969), při kterém vřesoviště prochází v průběhu sekundární sukcese postupně čtyřmi fázemi (iniciální, výstavbová, dospělost a degenerace), je nápadné, že vřesoviště na Znojemsku jsou nestejnověká a mají mozaikovitou strukturu, v níž převládají polykormony ve fázi dospělosti a část je ve fázi degenerace. To je dokladem jejich dlouhodobého vývoje bez výraznějších disturbancí. Počítáním letokruhů (Gruna, ústní sdělení, 1995) bylo zjištěno, že nejstarší jedinci vřesu jsou staří přibližně 40 let, ale u některých odumírajících keříčků byly nejstarší větve pouze asi patnáctileté. Na několika místech byla pozorována vegetativní regenerace pomocí zakofnění z plazivých větví starých keříčků. Lze předpokládat, že při samovolném vývoji bez disturbance vedoucí ke zmlazení vřesu (např. vypálení, posekání) by mohlo dojít k odumření vřesových keříčků a nahrazení vřesoviště trávnikem.

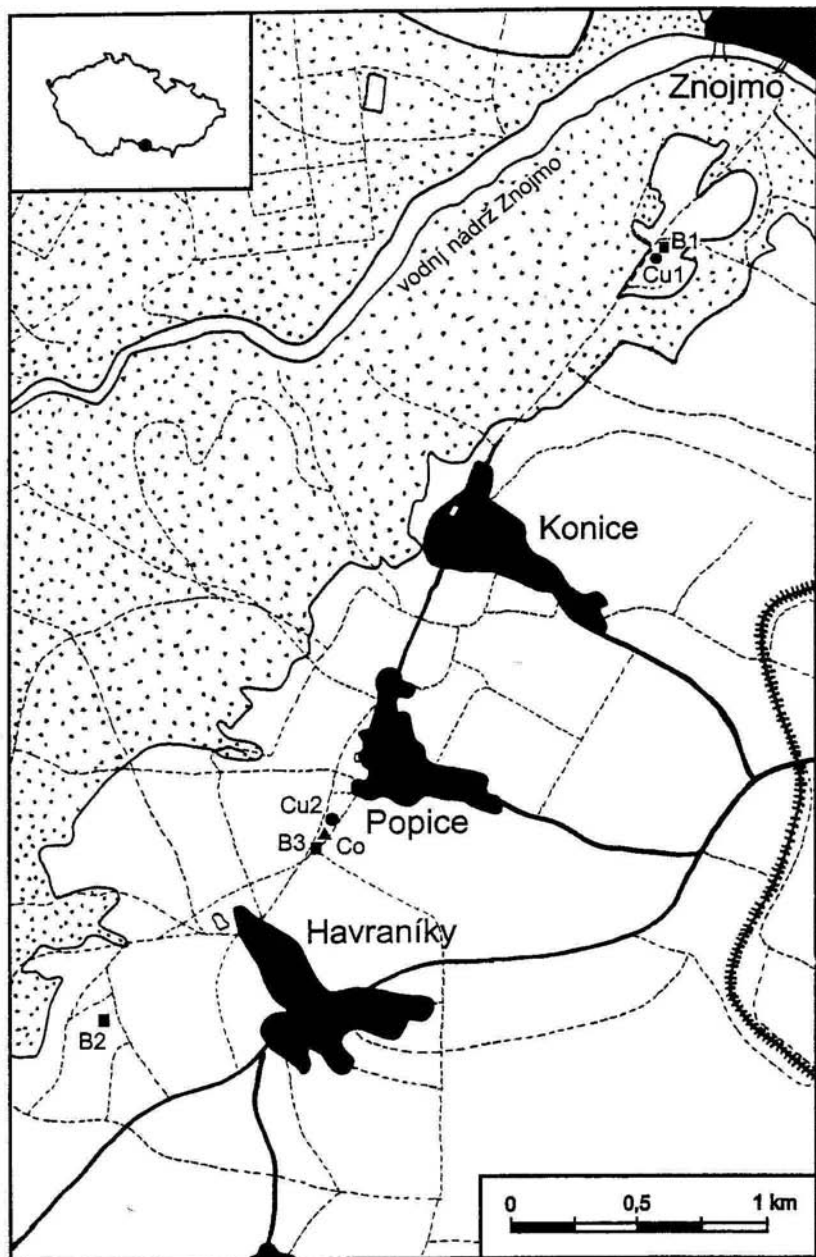
## Metodika

Sekundární sukcese byla studována v letech 1992–1997 na šesti trvalých plochách fixovaných v rozích kovovými kolíky a po obvodě, v intervalu 25 cm, hřebíky. Byly provedeny tyto typy pokusných zásahů:

### Vypalování

Trvalé plochy o velikosti 4 × 4 m byly založeny v polovině dubna 1992 a vypáleny mírným až středně silným ohněm, který spálil velkou část nadzemní rostlinné biomasy. Intenzita ohně byla větší na plochách se zapojenějším porostem vřesu, kde byl dostatek dřevnatého paliva. Trvání vysokých teplot na každém místě ploch bylo kratší než 1 minuta. Nebyly spáleny části větví plazivých keříčků *Calluna vulgaris* a *Genista pilosa* umístěné při půdním povrchu nebo v opadu a část vytrvalých orgánů travin a dalších bylin. Trvalé plochy byly umístěny na třech lokalitách (obr. 1):

1. Kraví hora (plocha B1). Plocha se nachází na vrcholové plošině Kraví hory u Znojma, přibližně 100 m JZ od vysílače, na mírně ukloněném severozápadním svahu. Ze tří stran je obklopena zapojeným porostem vřesu (*Carici humilis-Callunetum*). Před vypálením vřes zaujímal asi 80 % plochy (rozdíl v číselné hodnotě oproti grafu v obr. 2 je způsoben tím, že v grafu je uvedena frekvence, nikoliv pokryvnost). Vypálení proběhlo rychle, shořela veškerá nadzemní biomasa i stařina, u mnohých rostlin (včetně vřesu) se však



**Obr. 1.** Lokalizace trvalých ploch. B1–B3 – vypálené plochy, Cu1, Cu2 – pokosené plochy, Co – kontrola.  
**Fig. 1.** Permanent plot locations. B1–B3 – burnt plots, Cu1, Cu2 – cut plots, Co – control.

zachovaly obnovovací orgány při povrchu půdy. Na značné rozloze byl obnažen minerální povrch půdy.

2. Havraníky (B2). Plocha se nachází 1 km Z od kostela v obci Havraníky, na SV úbočí kopce Staré vinice (kóta 339), a to v mozaikovitém porostu vřesoviště (*Carici humilis-Callunetum*) a suchého trávníku (*Potentillo arenariae-Agrostietum vinealis*). Pokryvnost vřesu před vypálením byla v této ploše přibližně 50 %. Shořely jen nadzemní části polykormonů vřesu, zůstaly zčásti ohořelé trsy *Carex humilis* a některých dalších rostlin. Místy se zachovaly i lišejníky a podíl obnažené půdy byl malý.
3. Popice (B3). Plocha se nachází 0,5 km JZ od kostela v obci Popice, na mírném SV svahu v blízkosti vinohradu. Okolí plochy je travnaté s roztroušenými polykormony vřesu. Před vypálením vřes zaujímal přibližně 20 % plochy. Vypálení nebylo dokonalé, shořely pouze nadzemní části polykormonů vřesu, u travin a dalších bylin ohořely pouze suché listy. Na větší části plochy zůstalo zachováno mechové patro a vrstva opadu a stařiny.

### Kosení

Dvě trvalé plochy o rozměru 3 × 4 m byly založeny v červnu 1992 (obr. 1). Všechny cévnaté rostliny včetně keříčků byly useknuty ve výšce 3–5 cm nad zemí.

1. Kraví hora (Cu1). Plocha se nachází na vrcholové plošině Kraví hory u Znojma asi 150 m JZ od vysílače v porostu vřesoviště (*Carici humilis-Callunetum*). Před zásahem vřes zaujímal asi 70 % plochy.
2. Popice (Cu2). Plocha se nachází na vřesovišti u Popic asi 0,4 km JZ od kostela. Před zásahem vřes zaujímal asi 50 % plochy, v okolí plochy je mozaikovitý porost vřesoviště (*Carici humilis-Callunetum*) a suchého trávníku (*Potentillo arenariae-Agrostietum vinealis*).

### Kontrola

Plocha Co o velikosti 3 × 4 m byla založena v červenci 1992 v blízkosti plochy Cu2 (obr. 1). Pokryvnost vřesu zde byla asi 80 %. Původně byly založeny ještě 2 další kontrolní plochy, které ale nemohly být dále sledovány kvůli zničení jejich označení.

Každá plocha byla sítí rozdělena na frekvenční čtverce 25 × 25 cm. Před provedením pokusných zásahů byla v každém frekvenčním čtverci zaznamenána prezenze všech druhů cévnatých rostlin, mechorostů a lišejníků a byl označen dominantní druh. U vypálených ploch byl sběr dat opakován stejným způsobem tři měsíce po vypálení a potom vždy v létě po dobu následujících pěti let. U ploch pokosených byl sběr dat zopakován až v létě následujícího roku po zásahu a pak po čtyři další léta. Současně se zaznamenáváním prezenze druhů ve frekvenčních čtvercích byly v každé ploše spočítány semenáče vřesu, keřů a stromů.

Ve všech plochách kromě kontroly byly z analýzy vyloučeny okrajové frekvenční čtverce, protože do některých z nich se začaly v pozdějších letech šířit klonální rostliny z okolní vegetace. Proto jsou další analýzy založeny na datech z menších ploch, než je uvedeno výše.

Kromě vlastních ploch byl orientačně sledován i vývoj vegetace na plochách založených na vřesovišti u Havraníků v roce 1987 V. Petříčkem, z nichž jedna byla vypálená mírným ohněm, jedna pokosena a u jedné byly odstraněny drny. Na těchto plochách však nebyl vývoj vegetace zaznamenáván ve frekvenčních čtvercích.

## Výsledky

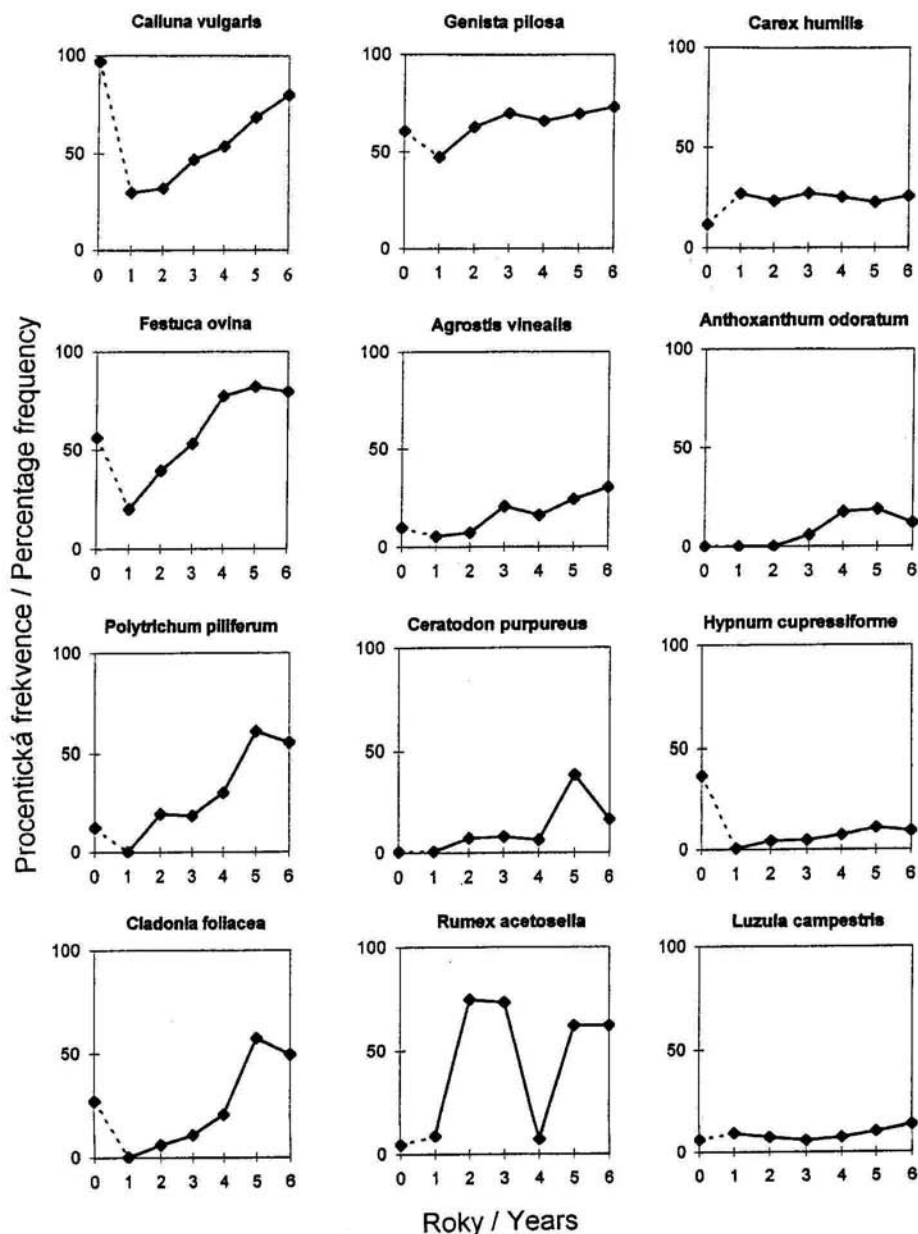
### Vypalování

Vývoj vegetace po vypálení se poněkud lišil na jednotlivých plochách v závislosti na intenzitě ohně.

Na ploše B1 na Kraví hoře (obr. 2), kde byl původně téměř souvislý porost vřesu, byl oheň více intenzivní, protože staré vřesové polykormony obsahovaly hodně dřevnatých částí. Nadzemní vegetace byla zničena, ale zůstaly uchovány některé stonkové báze chamaefytů a hemikryptofytů. Mechy a lišejníky byly téměř úplně zničeny, stejně jako vrstva opadu a stařiny. Některé části plochy zůstaly po vypálení zcela holé, bez vegetace. V první vegetační sezóně docházelo ke zmlazování *Calluna vulgaris* a *Genista pilosa* ze stonkových bází. Ve třetím roce se objevilo velké množství semenáčů vřesu (tab. 1), které přispívaly ke znovuobnovení vřesového pokryvu, ale velká část z nich nepřežila do dalšího roku. Ve druhém a třetím roce se velmi rozšířil *Rumex acetosella*, kterému vyhovuje nezapojená vegetace. Ve čtvrtém a pátém roce se vytvořila zapojená vegetace s větším podílem trav, ostřic, akrokarpních mechu a lišejníků rodu *Cladonia*. Regenerace pokryvnosti pleurokarpního mechu *Hypnum cupressiforme* byla omezená a po šesti letech od vypálení v mechovém patře převládaly akrokarpní mechy *Polytrichum piliferum* a *Ceratodon purpureus*. V šestém roce se frekvence vřesu přiblížila k 90 % a pokryvnost ke 40 %. Na obr. 3 je zachycen postup šíření vřesu v ploše, který zahrnoval jednak vegetativní obnovu ze zbytků starých polykormonů zachovalých přímo v ploše, jednak obnovu ze semen. Celkový počet druhů v ploše se bezprostředně po vypálení dramaticky snížil, ale už ve třetím roce předčil původní druhovou bohatost a s mírnými fluktuacemi nadále vzrůstal (obr. 8A).

Plocha B2 u Havraníků byla vypálena ohněm o nižší intenzitě po mírné přehánce (obr. 4). Po vypálení zde zůstala mozaika míst s obnaženou půdou a míst, kde mechy a opad zůstaly nespáleny. Obnovovací orgány většiny cévnatých rostlin nebyly poškozeny. Během sekundární sukcese se pokryvnost vřesu neustále mírně zvyšovala díky rozrůstání zachovalých polykormonů, ale nebyla zde téměř žádná regenerace ze semen. Ostatní druhy většinou vykazovaly přechodné trendy mezi plochami B1 a B3. Od třetí vegetační sezóny se v mechovém patře začala zvyšovat pokryvnost akrokarpního mechu *Ceratodon purpureus* a lišejníku *Cladonia foliacea*. Pleurokarpní mechy, zastoupené na vřesovištích převážně druhem *Hypnum cupressiforme*, měly po celou dobu sledování téměř nulovou frekvenci. Druh *Pulsatilla grandis* nebyl vypálením ohrožen, jeho pokryvnost byla stále stejná a hojně kvetl. Ve druhé polovině sledovaného období se šířily hlavně trávy a lišejníky *Cladonia chlorophaea* a *C. rangiformis*. V posledním roce byla v ploše pokryvnost vřesu asi 35 %, regenerace vřesoviště však byla kvůli absenci generativní obnovy pomalejší než v ploše B1. Celkový počet druhů po vypálení nejprve mírně poklesl a v dalších letech stabilně mírně vzrůstal (obr. 8A).

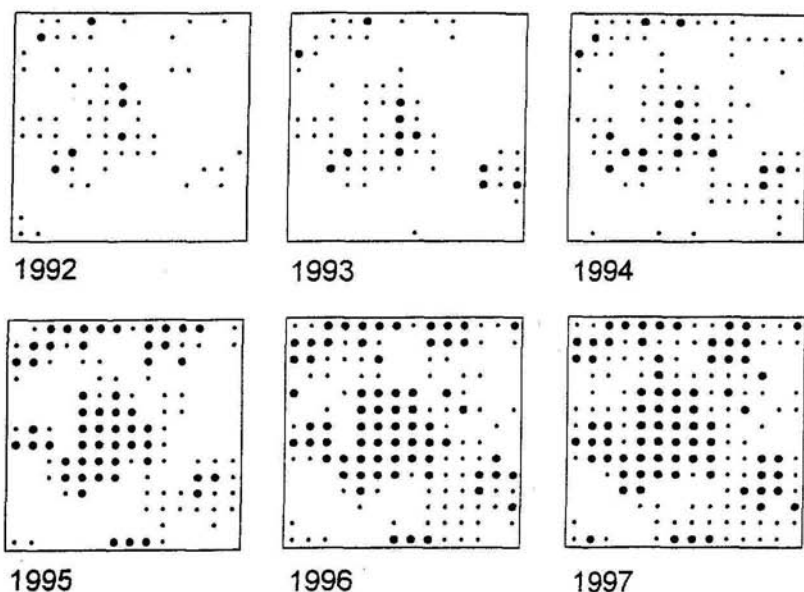
Plocha B3 u Popic, kde původně převládal travní porost s roztroušenými polykormony vřesu (obr. 5), byla vypálena nejslabším ohněm, který sice zničil většinu nadzemní biomasy cévnatých rostlin, ale bazální části zůstaly zachovány a koberce mechu *Hypnum cupressiforme* s doprovodnými lišejníky a opadem byly spáleny pouze na některých místech. Po vypálení se zde nevyskytovala holá obnažená půda. Vegetativní regenerace vřesu probíhala v omezené míře a nevyskytly se téměř žádné semenáče. Výsledkem byl mírný ústup vřesu až do čtvrtého roku, kdy se tento trend obrátil. Podobně postupovala obnova



**Obr. 2.** Frekvence vybraných druhů na ploše B1 (Kráví hora), vypálené ohněm o střední intenzitě. Rok 0 představuje stav před vypálením v dubnu 1992, roky 1–6 se vztahují k letnímu období let 1992–1997.

**Fig. 2.** Frequency of selected species in plot B1, burnt with a fire of medium intensity. Year 0 represents the state before the burning in April 1992, years 1–6 refer to summers of 1992–1997.





**Obr. 3.** Prostorové znázornění regenerace vřesu na vypálené ploše B1 (Kraví hora). Menší tečky znázorňují prezenci vřesu ve frekvenčních čtvcích  $25 \times 25$  cm, větší tečky znamenají dominanci vřesu. Je patrné, že regenerace probíhala jednak vegetativním rozšiřováním ze zbytků vřesových keříčků zachovalých přímo v ploše, jednak klíčením ze semen a rozrůstáním nově uchycených rostlin.

**Fig. 3.** Spatial pattern of *Calluna* regeneration after burning in plot B1. Small dots denote presence of *Calluna* in frequency squares of  $25 \times 25$  cm; larger dots stand for dominance of *Calluna*. It may be seen that the regeneration was partly due to vegetative resprouting of the rests of *Calluna* bushes preserved in the plot, partly due to seed germination and growth of established seedlings.

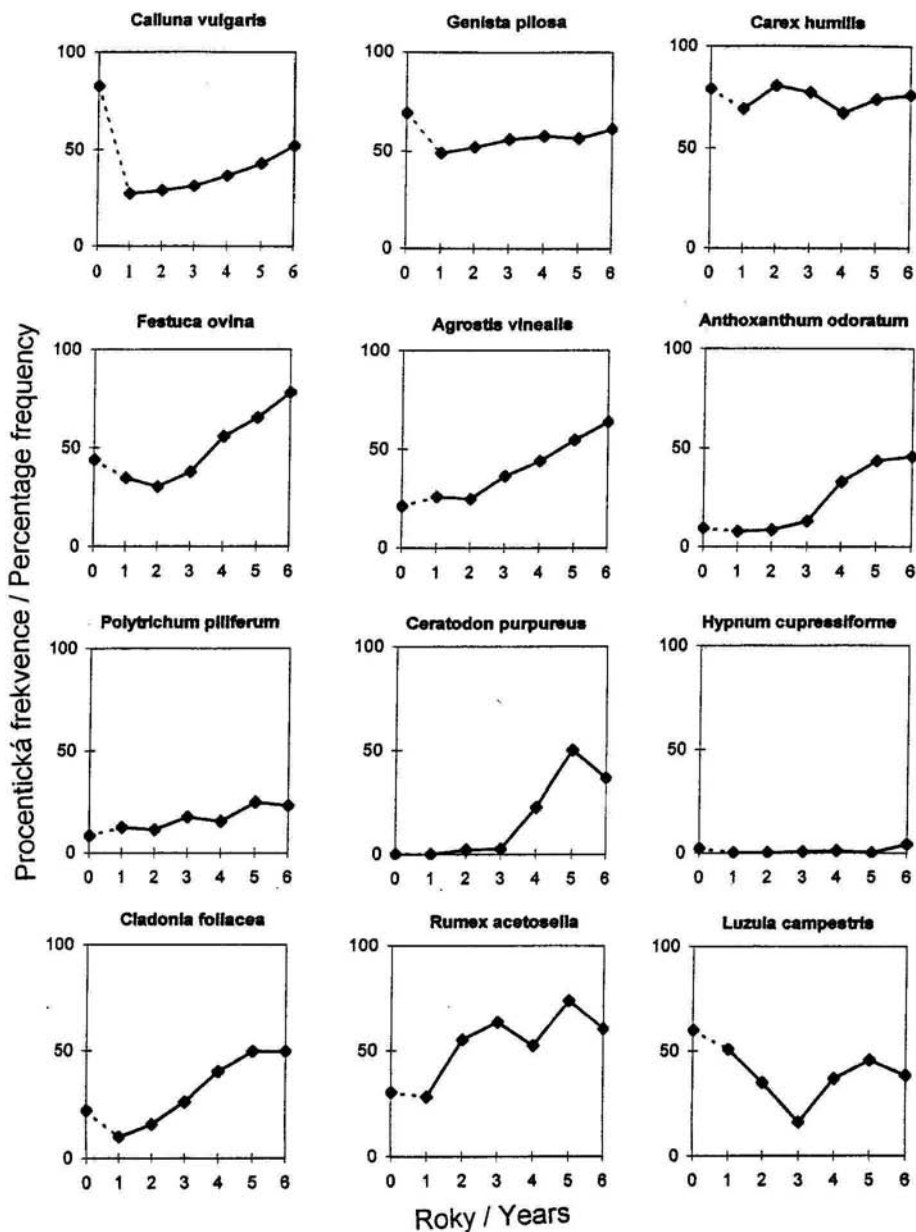
lišejníků, ačkoliv jejich nástup v pátém a šestém roce byl náhlejší. Během pokusu na ploše převládly trávy, zvláště *Festuca ovina* a *Agrostis vinealis*. Šest let po vypálení zaujímaly polykormony vřesu přibližně 15 % plochy, *Genista pilosa* 15 %, *Festuca ovina* 45 % a *Carex humilis* 20 %. Celkový počet druhů v ploše během prvních tří let mírně klesal, poté však začal rychle vzrůstat (obr. 8A).

Podobný vývoj vegetace byl i na ploše u Havraníků založené V. Petříčkem. Tuto plochu, založenou v r. 1987, jsme začali sledovat v r. 1992, kdy zde byl suchý trávník s menšími polykormony vřesu, kontrastující s okolním vřesovištěm. V roce 1997 vřes dosáhl prakticky stejné pokryvnosti jako v okolí plochy, tj. asi 50 %. Pomalá obnova zde byla patrně důsledkem mírného ohně, podobně jako v ploše B3.

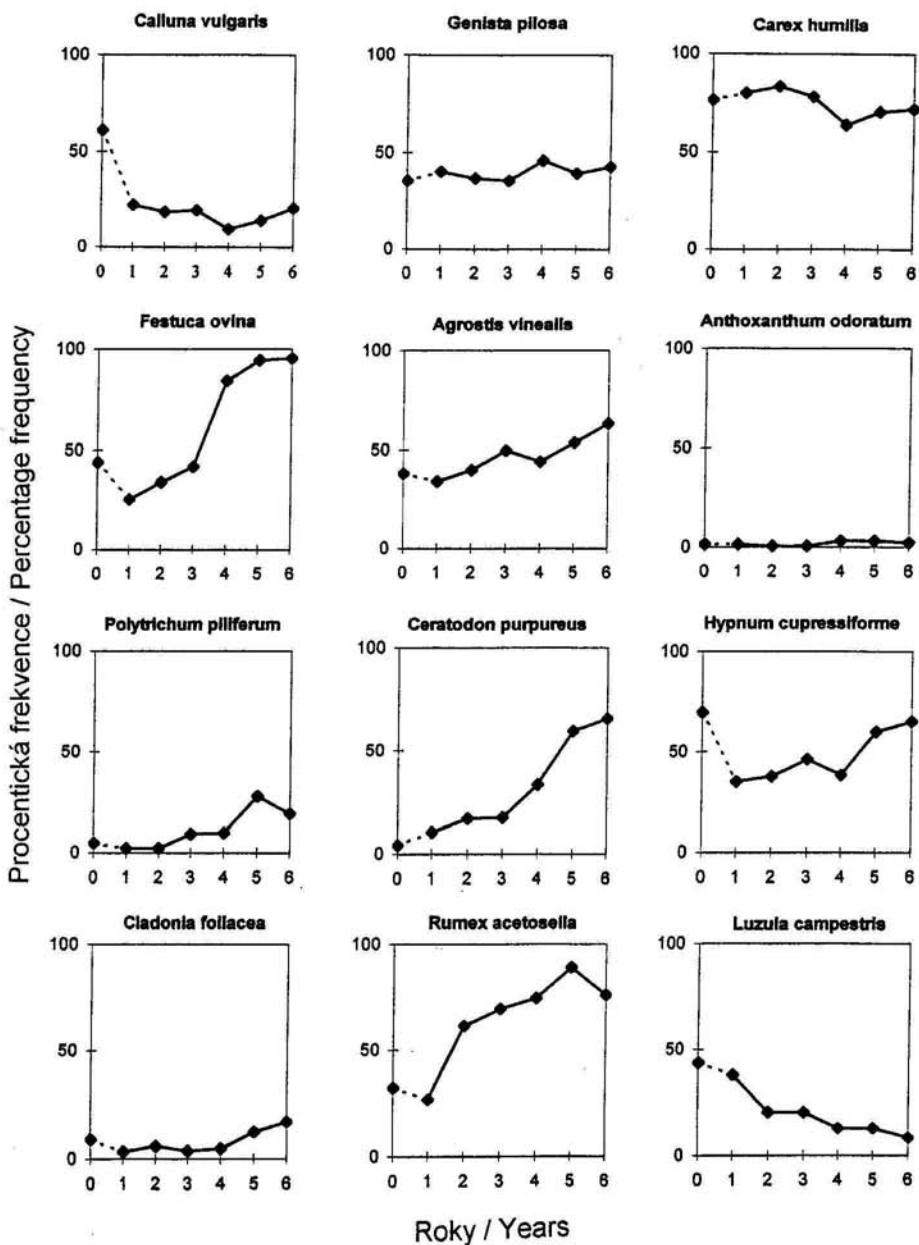
Na vypálených plochách bylo zaznamenáno o něco větší klíčení semenáčů dřevin než na plochách pokosených a na ploše kontrolní (tab. 1). Většina semenáčů ale nepřežila do dalšího roku.

### Kosení

Obnova vegetace po pokosení byla velmi podobná v obou plochách a výsledky jsou proto prezentovány společně (obr. 6). Oba keříčky *Calluna vulgaris* i *Genista pilosa* se mírně



**Obr. 4.** Frekvence vybraných druhů na ploše B2 (Havraníky), vypálené ohněm o nízké intenzitě. Rok 0 představuje stav před vypálením v dubnu 1992, roky 1–6 se vztahují k letnímu období let 1992–1997.  
**Fig. 4.** Frequency of selected species in plot B2, burnt with a fire of low intensity. Year 0 represents the state before the burning in April 1992, years 1–6 refer to summers of 1992–1997.



**Obr. 5.** Frekvence vybraných druhů na ploše B3 (Popice), vypálené ohněm o nízké intenzitě. Rok 0 představuje stav před vypálením v dubnu 1992, roky 1–6 se vztahují k letnímu období let 1992–1997.

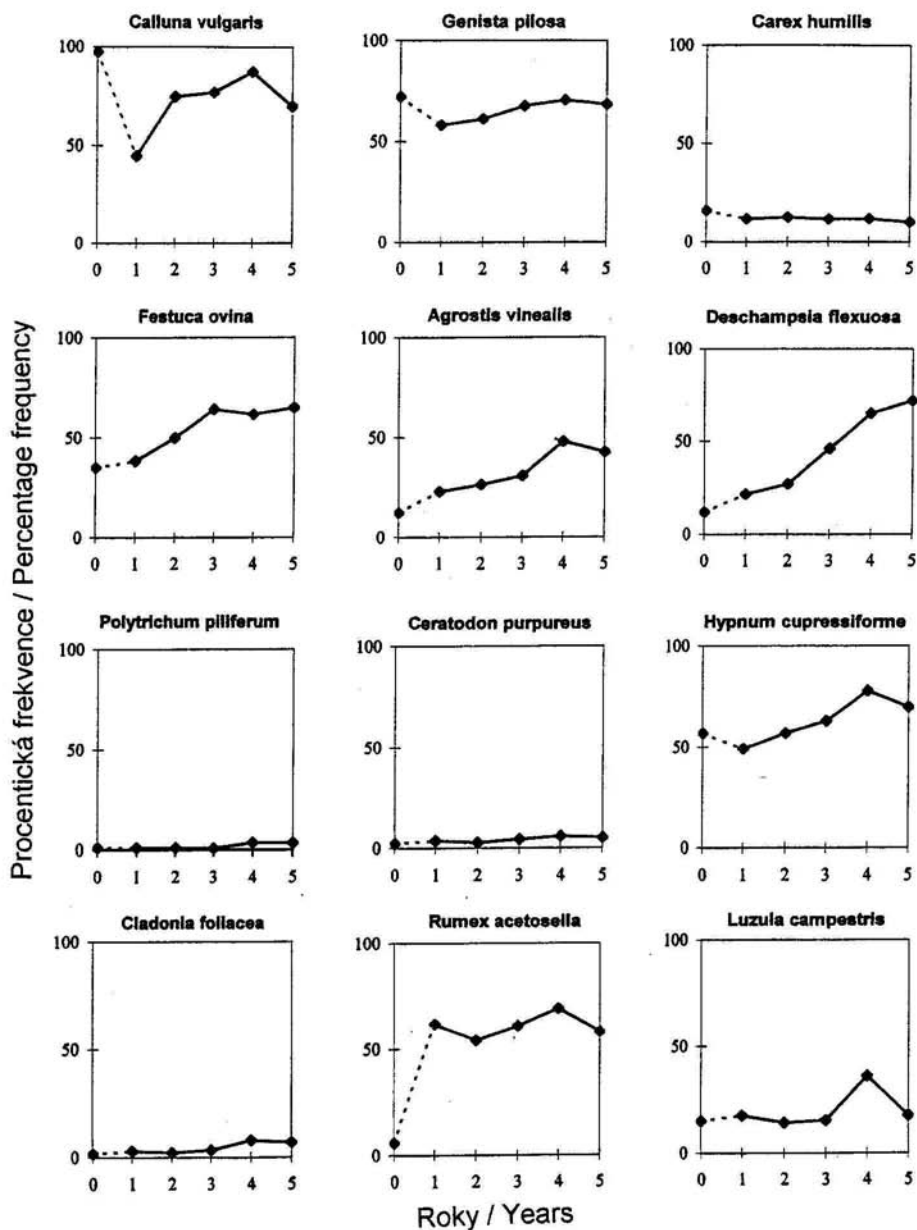
**Fig. 5.** Frequency of selected species in plot B3, burnt with a fire of low intensity. Year 0 represents the state before the burning in April 1992, years 1–6 refer to summers of 1992–1997.

**Tabulka 1:** Počty semenáčů *Calluna vulgaris*, keřů a stromů, nově vyklíčených na trvalých plochách v jednotlivých letech.

**Table 1:** Numbers of *Calluna vulgaris*, shrub, and tree seedlings emerged in the permanent plots in particular years.

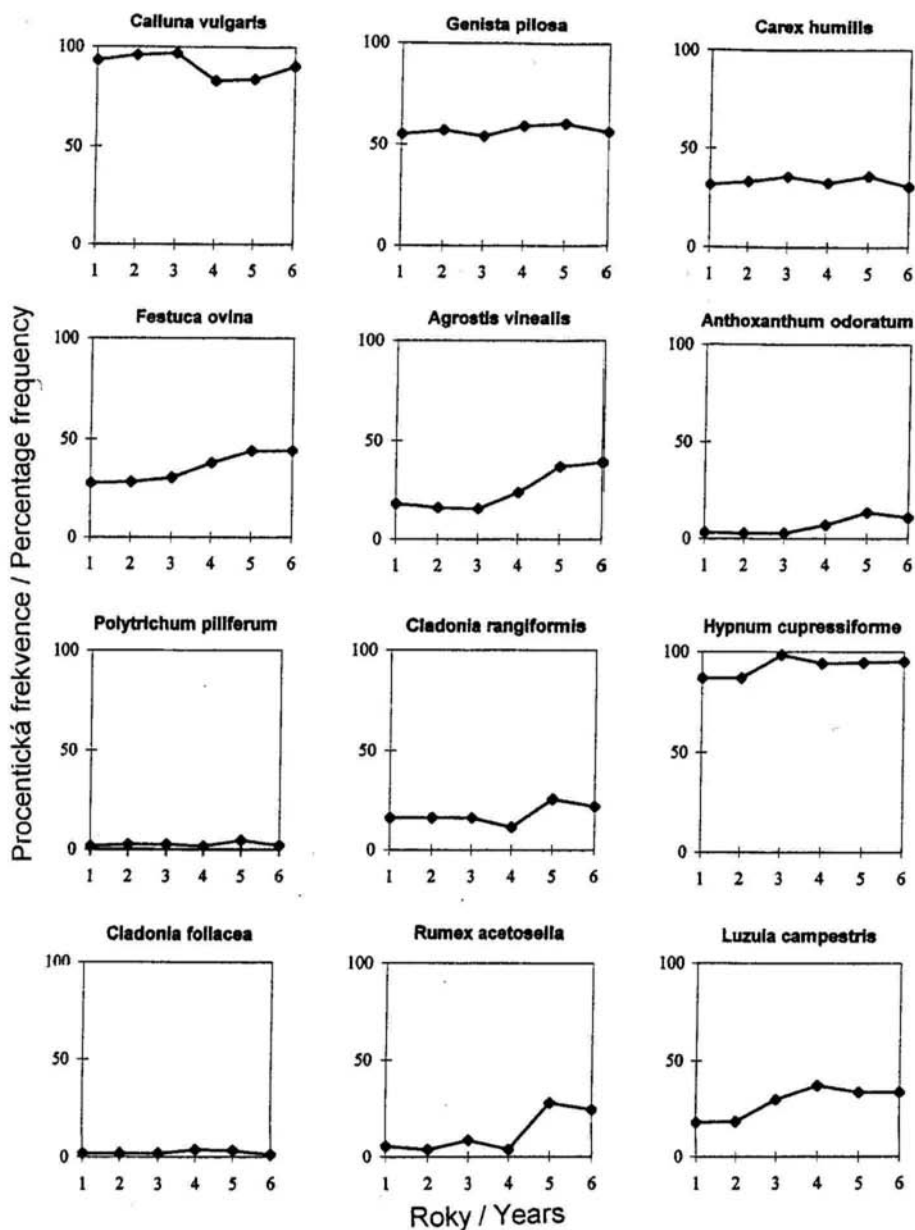
Rok	1992	1993	1994	1995	1996	1997
<b>Vypálení ohněm střední intenzity (Kráví hora, B1)</b>						
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	123	13	53	176
<i>Crataegus cf. monogyna</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Rosa sp.</i>	0	0	1	0	2	1
<i>Betula pendula</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	2	0	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	2	0	0	0
<b>Vypálení ohněm slabé intenzity (Havraníky, B2)</b>						
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	5	8	11
<i>Rosa sp.</i>	0	0	0	1	10	12
<i>Quercus petraea</i>	0	0	0	0	0	2
<b>Vypálení ohněm slabé intenzity (Popice, B3)</b>						
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	5	3	6
<i>Rosa sp.</i>	2	0	0	2	0	0
<i>Quercus petraea</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	1	0
<b>Pokosení (Kráví hora, Cu1)</b>						
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	0	12	35
<i>Rosa sp.</i>	1	0	1	0	0	0
<b>Pokosení (Popice, Cu2)</b>						
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	3	13	18
<i>Rosa sp.</i>	5	2	0	0	2	0
<b>Kontrola (Popice, Co)</b>						
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Rosa sp.</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Quercus petraea</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus sylvestris</i>	2	1	0	1	2	0

šířily hlavně díky vegetativní regeneraci, přičemž obnova ze semen byla kvůli zachování polštářů mechu *Hypnum cupressiforme* a vrstvy opadu velmi malá. Při absenci zastínění souvislým vřesovým porostem se rozšířily trávy jako *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina* a *Agrostis vinealis*, jejichž frekvence předčila stav před pokosením už ve druhém až třetím roce. *Hypnum cupressiforme* se také více rozšířilo, stejně jako lišejníky rodu *Cladonia*. Akrokarpní mechy byly v průběhu sledování zastoupeny minimálně. Všeobecně byla sekundární sukcese na pokosených plochách spíše pomalejší než na vypálených plochách a vegetace byla relativně stabilní, počet druhů však měl po celou dobu sledování vzestupný trend (obr. 8B). Podobný vývoj byl pozorován na ploše u Havraníků založené V. Petříčkem.



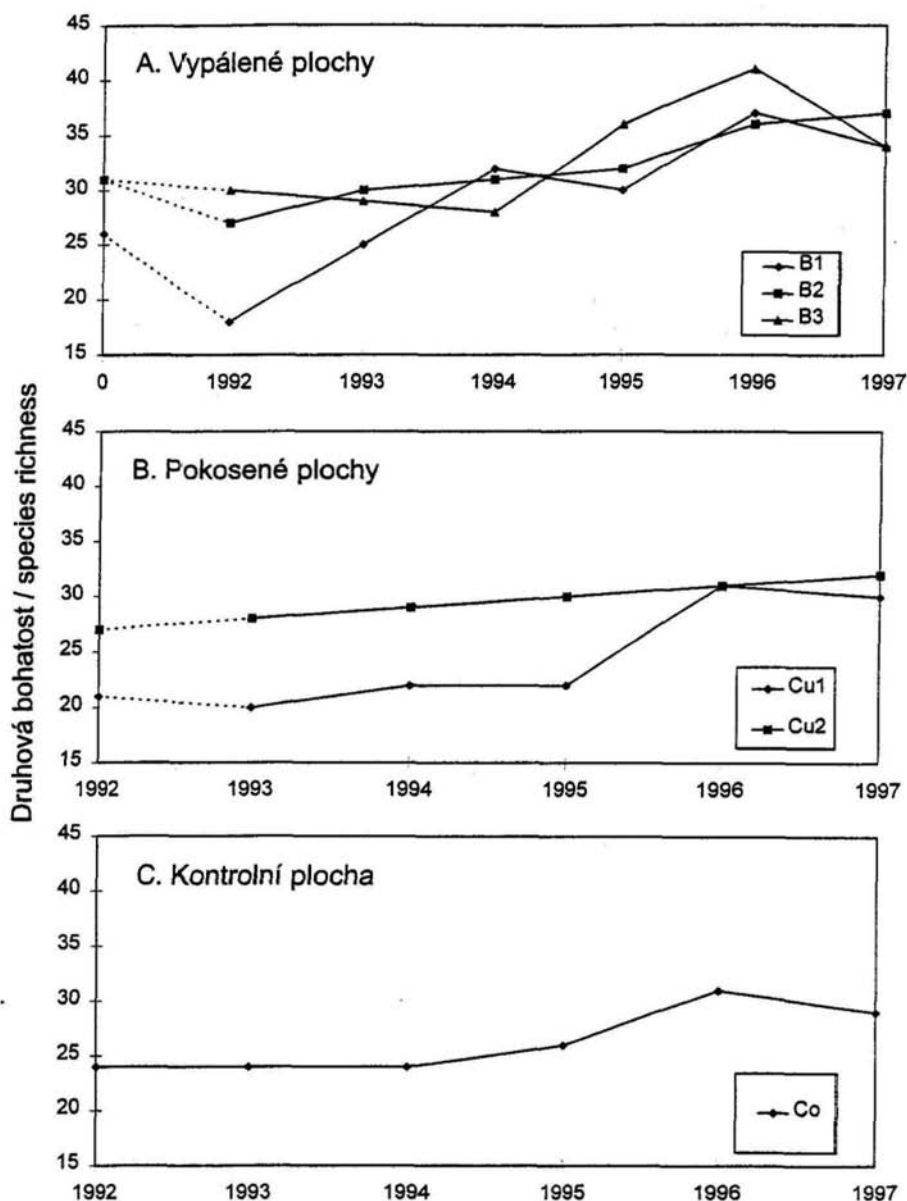
**Obr. 6.** Frekvence vybraných druhů na pokosených plochách, počítaná ze sloučených dat pro plochy Cu1 a Cu2. Rok 0 představuje stav před pokosením v červnu 1992, roky 1–5 se vztahují k letnímu období let 1993–1997.

**Fig. 6.** Frequency of selected species in cut plots, calculated from combined data for plots Cu1 and Cu2. Year 0 represents the state before the cutting in June 1992, years 1–5 refer to summers of 1993–1997.



**Obr. 7.** Frekvence vybraných druhů na kontrolní ploše. Roky 1–6 se vztahují k letnímu období let 1992–1997.

**Fig. 7.** Frequency of selected species in control plot. Years 1–6 refer to summers of 1992–1997.



Obr. 8. Druhová bohatost. A – vypálené plochy (velikost 12,25 m<sup>2</sup>), B – pokosené plochy (8,75 m<sup>2</sup>), C – kontrola (12 m<sup>2</sup>). Body před čárkovanými čarami představují počáteční stav před zásahy. Čas 0 v obrázku A označuje duben 1992.

Fig. 8. Species richness. A – burnt plots (size 12.25 m<sup>2</sup>), B – cut plots (8.75 m<sup>2</sup>), C – control (12 m<sup>2</sup>). Symbols on the left-hand sides of the dashed lines denote the original state before treatments. Time 0 in Fig. A stands for April 1992.

Kontrolní plocha (obr. 7) byla dosti stabilní během celého trvání pokusu. Ve třetím a čtvrtém roce došlo k odumření některých keříčků vřesu, což bylo možná způsobeno nebo urychleno sešlapem a polámáním starých větví při sběru dat. Otevřená místa byla rychle kolonizována druhem *Rumex acetosella*, akrokarpními mechy, lišejníky a travami, a posléze se pomalu začal obnovovat i vřes. V této ploše nebyly s jedinou výjimkou objeveny žádné semenáče vřesu. Během prvních tří let byl počet druhů stabilní, od čtrtého roku však začal vzrůstat, patrně v souvislosti s uvolněním místa po odumřelém vřesu na části plochy (obr. 8C).

## Diskuse

### Vypalování

Oheň je velmi efektivním prostředkem pro zmlazování vřesu a vypalování je na západoevropských vřesovištích velmi rozšířeno (Gimingham 1972). Dochází při něm ke ztrátám živin, hlavně únikem do atmosféry s kouřem a vymýváním popela (Allen 1964). Tam, kde oheň není příliš silný, zůstanou ve vrstvě mechů, lišejníků a opadu zachovány báze stonků (Gimingham 1960, Whittaker et Gimingham 1962, Kayll & Gimingham 1965). Udává se, že tvorba nových výhonků na stonkových bázích může vyústit ve znovuoobnovení vřesového porostu na vypáleném místě během dvou až tří let (Gimingham 1981). Vegetativní regenerace vřesu se snižuje se stoupajícím věkem porostu před vypálením, takže po vypálení staršího vřesoviště, což byl případ porostů v Národním parku Podyjí, je obnova pomalejší (Kayll et Gimingham 1965, Hobbs et Gimingham 1984, Hobbs et Legg 1983, Berdowski 1993). Není-li vegetativní regenerace vřesu příliš úspěšná, může dojít k obnově generativní, ale při té se původní vegetační kryt obnovuje déle, v západní Evropě zpravidla více než 6 let (Gimingham 1981). Účinek ohně zvyšuje klíčivost semen vřesu (Whittaker et Gimingham 1962), avšak semenáče mohou zahynout, jestliže po vypálení následuje velmi suché léto (Lippe et al. 1985).

V oblastech s kontinentálnějším klimatem, k nimž východní část NP Podyjí nepochybně patří, vřes pravděpodobně trpí suchem a mrazem (Gimingham 1960, Rosén 1995). Dokládá to např. menší kvetení v suchých létech, které pozorovala Bassler (1997) na nedalekých vřesovištích u rakouského Retzu. Bylo by proto možné se domnívat, že regenerace vřesoviště po vypálení zde bude značně obtížnější než v západní Evropě. Tuto hypotézu však provedené experimenty nepotvrdily. Na všech plochách se keříčky *Calluna vulgaris* a *Genista pilosa* obnovovaly vegetativně ze stonkových bází. Obnova vřesu byla pomalejší, než je popisováno z mnoha západoevropských vřesovišť (Gimingham 1981), ale to může být způsobeno relativně vysokým stářím zdejších populací, které překročilo u mnoha keříčků v nestejnověkém porostu 20 let. Regenerace ze semen, která se uplatňovala od třetího roku, doplnila pomalou vegetativní obnovu. Semenáče se ale ve větší míře vyskytly jen na ploše B1, vypálené ohněm střední intenzity, kde byla na více místech obnažena minerální půda. Plochy B2 a B3 byly vypáleny ohněm nižší intenzity a podstatná část plochy zůstala pokryta opadem a nespálenými polštáři pleurokarpního mechu *Hypnum cupressiforme*. Protože klíčení semen vřesu závisí na existenci holé minerální půdy (Mallik et al. 1984, Grime et al. 1988), nemohla se na těchto plochách výrazněji uplatnit generativní obnova. Na odstranění nadzemních částí vřesových keříčků a tedy na zlepšení světelných podmínek v porostu reagovaly trávy, které poměrně rychle expandovaly na uvolněné



plochy. Důsledkem bylo jen pomalé rozšiřování vřesu v ploše B2 a mírný ústup v B3, který se však v průběhu pokusu zastavil.

Výsledky prozrazují, že spíše než po ohni nižší intenzity je regenerace vřesovišť lepší po ohni střední intenzity, kdy se obnaží holá půda, důležitá pro klíčení semenáčů. Plocha B3 však ukazuje, že ústup vřesu v prvotních stadiích sekundární sukcese nevede nutně k přeměně vřesoviště v suchý trávník. Trávy jako *Deschampsia flexuosa* mohou sice dočasně profitovat ze zvýšené dostupnosti světla při rozvolnění zápoje vřesu, ale pokud se zachová alespoň část orgánů vřesu schopných vegetativní regenerace, má tento druh z dlouhodobého hlediska výhodu v kompetici o světlo díky svým stálezeleným listům, které stíní povrch půdy už od začátku vegetační sezóny (Aerts 1993).

Obecně vede vypalování k obnově druhově bohatých vřesovišť a suchých trávníků s polykormony vřesu. Floristické změny v průběhu sekundární sukcese v NP Podyjí byly v zásadě velmi podobné jako v západní Evropě, kdy zpravidla v počátečních stadiích převažuje *Rumex acetosella* a akrokarpní mechy jako je *Ceratodon purpureus* a *Polytrichum piliferum* (Gimingham 1978, Lippe et al. 1985, Gloaguen 1990, Clément et Touffet 1990). Po počátečních stadiích následovalo šíření trav a keříčků.

### Kosení

V jižních části západoevropského vřesovištního areálu se vřesoviště v několikaletých intervalech vysekávala, resp. kosila, a získaný materiál byl používán jako střešní krytina, podestýlka pro dobytek a k dalším účelům (Gimingham 1994). Pokus s kosením měl ukázat, jestli by vedle vypalování nebyl podobný management vhodný i pro vřesoviště v NP Podyjí.

Stonkové báze vřesu zůstaly po pokosení zachovány a vegetativní regenerace byla velmi dobrá. Na druhé straně ale mechové patro nebylo nijak narušeno a na mnoha místech zůstaly rozsáhlé polštáře mechu *Hypnum cupressiforme*, který díky své schopnosti snášet zastínění a kyselý substrát zpravidla vytváří koberce pod vřesovými keříčky. Polštáře mechu a vrstva opadu pravděpodobně zabraňovaly regeneraci vřesu ze semen. Trávy, které přežívaly ve stínu pod uzavřenou pokrývkou vřesu, se po pokosení rozšířily díky zlepšení světelných podmínek. Je však velmi pravděpodobné, že vřes jako hlavní kompetitor o světlo během několika let v porostu opět převládne (Aerts 1993, Berdowski 1993).

### Druhová bohatost

Jedním z cílů ochranného managementu je udržování druhové bohatosti u přirozeně druhově bohatých společenstev. V rámci středoevropských vřesovišť patří typy v NP Podyjí k floristicky nejbohatším. Podle ekologické teorie je druhová bohatost společenstev závislá na disturbanci, tj. na ztrátě biomasy způsobené zpravidla vnějšími faktory, mezi kterými může být i oheň nebo kosení. Tzv. hypotéza střední disturbance (Connell 1978, Huston 1979) předpovídá, že při velké frekvenci nebo intenzitě disturbance se druhová bohatost snižuje, protože většina populací není schopna obnovy a odumírá. Stejně tak se ale druhová bohatost snižuje při méně časté nebo málo intenzivní disturbanci, kdy převládne jeden nebo několik kompetičně silných druhů, které znemožní existenci druhů kompetičně slabých. Největší druhovou bohatost lze tedy očekávat při střední frekvenci a intenzitě disturbance. Hypotéza střední disturbance také předpovídá, že po odstranění kompetičně silných dominant se bude druhová bohatost nejprve zvyšovat až do doby, kdy se obnoví biomasa těchto dominant a tím dojde k postupnému ústupu kompetičně slabších druhů.

V případě vřesovišť je silným kompetitorem sám vřes, stínící trvale povrch půdy a produkující vrstvu těžko rozložitelného opadu. Vypálení vřesovišť v NP Podyjí vedlo v prvním až třetím roce nejprve ke snížení druhové bohatosti úměrnému intenzitě ohně (obr. 8A). Později se však druhová bohatost zvyšovala a na všech plochách přesáhla druhovou bohatost porostu před vypálením. V pátém a šestém roce patrně došlo ke kulminaci a lze předpokládat, že v dalších letech už počet druhů na vypálených plochách příliš neporoste a spíše se bude snižovat v souvislosti s obnovou zápoje vřesu. Opakované vypalování vřesovišť v intervalech delších než 6 let tedy může pozitivně ovlivnit počet druhů ve společenstvu.

U ploch pokosených (obr. 8B) druhová bohatost od zásahu po celou dobu sledování mírně rostla. Růst byl patrně spojen se zvýšenou dostupností světla v důsledku odstranění zápoje vřesu.

Na kontrolní ploše (obr. 8C) druhová bohatost zůstávala v prvních třech letech stejná. Ve čtvrtém roce došlo k mírnému zvýšení a v pátém roce k výrazné kulminaci. Je možné, že na této kulminaci se podílela disturbance sešlapem při sběru dat, kdy některé staré keříčky vřesu nebo jejich části na menších ploškách odumřely. Ke stejné kulminaci došlo v pátém roce i na většině ostatních ploch, není však jasné, zda příčinou bylo také sešlapávání nebo nějaký jiný vnější faktor. Na nich se totiž pokryvnost vřesu v té době naopak zvyšovala.

### Management vřesovišť pro ochranu přírody

Management vřesovišť je důležitý z několika důvodů:

1. Způsobuje zmlazování vřesu, čímž v dlouhodobé perspektivě zabraňuje přeměně vřesovišť na suché trávníky.
2. Odčerpává z ekosystému živiny a zabraňuje tak šíření konkurenčně silných mezofilních trav, např. *Arrhenatherum elatius*.
3. Určuje druhovou bohatost společenstva.

Tradičním managementem ve studované oblasti byla pastva ovci s občasným vypálením, často spíše neúmyslným než záměrným. Böhnert et Hempel (1987) doporučují pastvu ovci s občasným vypálením malých plošek jako přijatelný management pro suchá vřesoviště s *Calluna vulgaris* a *Genista pilosa*. Počty pasoucího se dobytka by však neměly být příliš vysoké, protože intenzivní pastva může podporovat rozvoj některých ruderálních druhů (Bakker 1978). K zabezpečení nutného odčerpávání živin z ekosystému doporučuje Wegener (1991) dvě ovce na hektar s nočním ustájením, přičemž po dvou až pěti letech pastvy by mělo následovat tři- až pětileté období bez managementu. Pastva ovci je důležitá také pro zabránění sukcese stromů a keřů. Vypásaná vřesoviště získávají nestejnověkovou strukturu a jsou druhově bohatá.

Bez ohledu na uvedené výhody však jsou při pastvě okusovány jen mladé, nedřevnaté větvičky vřesu, což je pro zmlazování mnohem méně účinné než silnější disturbance jako třeba při požáru. Po zestárnutí polykormonů vřesu tak hrozí vřesovišti rozpad (Böhnert et Hempel 1987). Proto je v kombinaci s pastvou jako vhodný management doporučováno vypalování (Hobbs et Gimingham 1980, Gimingham 1981, Böhnert et Hempel 1987, Wegener 1991). Na rozdíl od pastvy, jejíž zabezpečení v současné době naráží na problém ekonomické ztrátovosti chovu ovci, není vypalování drahé ani pracné, a jak ukazují výše popsané pokusy, může být úspěšně aplikováno i v suchých oblastech střední Evropy. Ke stejným závěrům dospěla Kubíková (1987), která úspěšně použila vypálení pro obnovu druhově chudého vřesoviště na okraji Prahy a zaznamenala výraznou generativní regeneraci

vřesu, převažující nad regenerací vegetativní. Zdá se, že dobrých výsledků lze dosáhnout i u starších porostů vřesu s větším množstvím dřevní hmoty, kde by se ale vypalování nemělo provádět v příliš suchých obdobích, aby se předešlo vzniku požáru. Při hodně vysokých teplotách ohně může u vřesu vegetativní regenerace selhat (Hobbs et Gimingham 1980). Na druhé straně výsledky našich pokusů ukazují, že po velmi mírném vypálení se nezničí opad a polštáře mechů a obnova vřesoviště je dosti pomalá, nehledě na to, že odčerpání živin z ekosystému je mnohem menší.

Vypalování může mít i některé negativní důsledky. Když shoří vegetace na velké ploše, mohou se šířit nežádoucí expanzivní druhy a způsobit dlouhodobě nevratné změny vegetace (Hobbs et Gimingham 1980, Gimingham 1981). Během našich pokusů však k podobným událostem nedošlo, a to i přesto, že na některých místech vřesovišť, ne ale v pokusných plochách, se šíří *Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigeios*, *Robinia pseudacacia* a další expanzivní druhy. Častější silné vypalování na větších plochách může také vyhubit druhy citlivé na oheň a vytvořit jednotvárné stejnověkové porosty (Hobbs et Gimingham 1980). Aby se odstranily tyto problémy a vytvořila se nezbytná heterogenita, navrhuji britští ekologové (Hobbs et Gimingham 1980, Gimingham 1981) kontrolované vypalování menších plošek.

Pro NP Podyjí by bylo vhodným managementem vypalování v úzkých pásech, aby se zvýšil přísun semen z okolní vegetace na vypálené plochy. Měla by být zajištěna rotace zásahů, aby všechny části vřesoviště byly vypáleny jednou za 20 – 35 let. Toto střídavé vypalování by mělo být použito v kombinaci s pastvou, přičemž nedávno vypálené plochy s vyvíjející se vegetací by měly být z pastvy vyjmuty. Zároveň by měla být prováděna ruční probírka šifících se dřevin, zejména akátu. Jen malé skupiny starých bříz, borovic a dubů by měly být zachovány jako důležitý biotop pro bezobratlé (M. Škorpík, ústní sdělení, 1996).

Kosení nebo vysekávání vřesoviště není pro ochranný management v NP Podyjí vhodné, protože nejsou známy žádné historické důkazy použití této formy managementu v oblasti a navíc je to metoda poměrně pracná i při použití křovinořezu. Hlavně však je po pokosení obnova vřesoviště pomalá, nedochází ke generativní regeneraci a odčerpání živin z ekosystému je nepochybně menší než při vypálení. Pokud je kosení bylo následováno razantnějším hrabáním a narušením mechových polštářů, pravděpodobně by regenerace vřesoviště byla rychlejší díky obnově některých druhů ze semen na obnažené minerální půdě, ale tím by se ještě zvýšila pracnost.

Závěrem chceme upozornit na problém, který nebyl sice předmětem našeho studia, ale v průběhu trvání pokusů se stal aktuálnější než problémy zmlazování vřesoviště. Jde o expanzivní šíření ovsíku (*Arrhenatherum elatius*), které začalo v suchých trávnicích a vřesovištích ve východní části NP Podyjí v r. 1995 a nabylo masivních rozměrů v letech 1996 a 1997. Pravděpodobnou příčinou může být eutrofizace půdy v důsledku atmosférického spadu a vlastní expanze mohla být urychlena nadprůměrnými srážkami v letních obdobích 1996 a 1997. Odvrácení této expanze, která by nepochybně znamenala zánik velké části ochranný významných porostů, vyžaduje rychlý zásah důsledně cílený na odstraňování živin z ekosystému (např. vyhrabání stařiny, vypálení, kosení s odnosem sena nebo pastva s nočním ustájením). Povzbudivá se zdá být skutečnost, že ovsík neexpanduje do ploch s provedeným experimentálním managementem, což by mohlo znamenat, že např. vypalování je schopno jeho expanzi omezit. Dalším nebezpečným expanzivním druhem na vřesovištích je *Calamagrostis epigeios*, která se šíří i na mělkých a suchých půdách.

## Poděkování

Děkujeme Správě NP Podyjí za povolení práce v chráněném území, ubytování a všestrannou podporu. Konzultacemi, revizí kryptogamů, zapůjčením méně dostupné literatury nebo podílem na sběru terénních dat nám významně pomohli Martina Fabšičová, Vít Grulich, Broněk Gruna, Magda Hanušová, Madla Chytrá, Svát'a Kubešová, Jarmila Kubíková, Václav Petříček a Martin Škorplík. Tato práce vznikla s podporou Grantové agentury ČR pro projekty 206/93/2052 a 206/96/0131.

## Summary

Dry heathlands in the Podyjí National Park (south-western Moravia, Czech Republic) were grazed in the 19th century but since that time the grazing has largely been interrupted, and accidental fires have been the main vegetation "management" during the 20th century. Long-term absence of management has prevented the rejuvenation of *Calluna vulgaris*, and the heathlands may shift to dry grasslands, due to the dieback of old bushes. Experiments performed in this study focus on testing burning and cutting, traditional forms of heathland management in western Europe, in order to determine whether these practices will result in *Calluna* rejuvenation under the rather continental climatic conditions of the Podyjí National Park.

Secondary succession after burning and cutting was studied in six permanent plots over six years. Vegetative regeneration of *Calluna* followed the burning. The most effective regeneration occurred after medium-intensity fire which removed moss mats and litter, and exposed patches of bare ground. In addition to vegetative re-sprouting, *Calluna* regeneration from seed was facilitated by the bare ground, and heathland recovery was accelerated. On the contrary, low-intensity fire failed to combust the litter which resulted in slower regrowth and vegetative regeneration only. Cutting promoted a striking increase in grass cover, due to opening the canopy, in the first years after the treatment. Bare ground was not exposed by cutting, and consequently *Calluna* regeneration was only vegetative and rather slow. A management system for environmental conservation should be based upon sheep grazing, combined with burning narrow strips in a rotational pattern. For a more detailed information in English see Sedláková et Chytrý (submitted, a).

## Literatura

- Aerts R. (1993): Competition between dominant plants species in heathlands. – In: Aerts R. & Heil G. W. [eds.], *Heathlands. Patterns and processes in a changing environment*, pp. 125–151, Kluwer, Dordrecht etc.
- Aerts R. & Heil G. W. [eds.] (1993): *Heathlands. Patterns and processes in a changing environment*. – Kluwer, Dordrecht etc.
- Albert E. (1960): Chov ovcí na Moravě v osmnáctém a devatenáctém století. – *Sborn. Vys. Škol. Zeměd. Brno*, ser. A, 1960/3–4: 439–460.
- Allen S. E. (1964): Chemical aspects of heather burning. – *J. Appl. Ecol.* 1: 347–367.
- Ambrozek L. & Chytrý M. (1990): Die Vegetation der Zwergstrauchheiden im xerothermen Bereich am Südostrand des Böhmisches Massivs. – *Acta Mus. Morav., Sci. Nat.*, 75: 169–184.

- Bakker J. P. (1978): Some experiments on heathland conservation and regeneration. – *Phytocoenosis* 7: 351–370.
- Barclay-Estrup P. & Gimingham C. H. (1969): The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. – *J. Ecol.* 57: 737–758.
- Bassler G. (1997): Die Bedeutung der Sukzession für die Entwicklung von Pflegekonzepten für waldfreie Silikat-Trockenstandorte der nördlichen Manhartsberglinie (Retz, Niederösterreich). – Ms. [dipl. práce, depon. in: Univ. f. Bodenkultur, Wien].
- Berdowski J. J. M. (1993): The effect of external stress and disturbance factors on *Calluna*-dominated heathland vegetation. – In: Aerts, R. & Heil, G. W. [eds.], *Heathlands. Patterns and processes in a changing environment*, pp. 85–124, Kluwer, Dordrecht etc.
- Böhnert W. & Hempel W. (1987): Nutzungs- und Pflegehinweise für die geschützte Vegetation des Graslandes und der Zwergstrauchheiden Sachsens. – *Naturschutzarbeit in Sachsen* 29: 3–14.
- Clément B. & Touffet J. (1990): Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. – *J. Veg. Sci.* 1: 195–202.
- Connell J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1309.
- de Smidt J. T. (1979): Origin and destruction of northwest European heath vegetation. – In: Wilmanns O. & Tüxen R. [eds.], *Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften*, pp. 411–435, J. Cramer, Vaduz.
- Eliáš P. (1986): Vegetácia štátnych prírodných rezervácií Hrdovická a Solčianský háj a projektovanej ŠPR Kovarecká dubina (pohorie Tríbeč). – *Rosalia* 3: 33–79.
- Ellenberg H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ed. 5. – Ulmer, Stuttgart.
- Gimingham C. H. (1960): Biological flora of the British Isles. *Calluna* Salisb. A monotypic genus. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. – *J. Ecol.* 40: 455–483.
- Gimingham C. H. (1972): *Ecology of heathlands*. – Chapman & Hall, London.
- Gimingham C. H. (1978): *Calluna* and its associated species: some aspects of co-existence in communities. – *Vegetatio* 36: 179–186.
- Gimingham C. H. (1981): Conservation: European heathlands. – In: Specht R. L. [ed.], *Heathlands and related shrublands of the world*, B. Analytical studies, pp. 249–259, Elsevier, Amsterdam.
- Gimingham C. H. (1994): Lowland heaths of West Europe: Management for conservation. – *Phytocoenologia* 24: 615–626.
- Gloaguen J. C. (1990): Post-burn succession on Brittany heathlands. – *J. Veg. Sci.* 1: 147–152.
- Grime J. P., Hodgson J. G. & Hunt R. (1988): Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. – U. Hyman, Boston etc.
- Hobbs R. J. & Gimingham C. H. (1980): Some effects of fire and grazing on heath vegetation. – *Bull. Ecol.* 11: 709–715.
- Hobbs R. J. & Gimingham C. H. (1984): Studies on fire in Scottish heathland communities II. Post-fire vegetation development. – *J. Ecol.* 69: 693–709.
- Hobbs R. J. & Legg C. J. (1983): Markov models and initial floristic composition in heathland vegetation dynamics. – *Vegetatio* 56: 31–43.
- Hüppe J. (1993): Entwicklung der Tieflands-Heidelandschaften Mitteleuropas in geobotanisch-vegetationsgeschichtlicher Sicht. – *Ber. R.-Tüxen-Ges.* 5: 49–75.
- Huston M. A. (1979): A general hypothesis of species diversity. – *Am. Nat.* 113: 81–101.

- Chytrý M., Mucina L., Vicherek J., Pokorný-Strudl M., Strudl M., Koč A. J. & Maglocký Š. (1997): Die Pflanzengesellschaften der westpannonischen Zwergstrauchheiden und azidophilen Trockenrasen. – *Diss. Bot.* 277: 1–108.
- Kayll A. J. & Gimingham C. H. (1965): Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* after fire. – *J. Ecol.* 53: 729–734.
- Korneck D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – *Schriftenr. Vegetationsk.* 7: 1–196.
- Kubíková J. (1976): Geobotanické vyhodnocení chráněných území na severovýchodě Prahy. – *Bohem. Centr.* 5: 61–105.
- Kubíková J. & Molíková M. (1981): Vegetace a květena Tichého údolí, Roztockého háje a Sedleckých skal na severozápadním okraji Prahy. – *Bohem. Centr.* 10: 129–206.
- Kubíková J. (1987): Prospělo vypálení vřesovišti? – *Nika* 8: 20–21.
- Lippe E., de Smidt J. T. & Glenn-Lewin D. C. (1985): Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands. – *J. Ecol.* 73: 775–791.
- Mallik A. U., Hobbs R. J. & Legg C. J. (1984): Seed dynamics in *Calluna-Arctostaphylos* heath in north-eastern Scotland. – *J. Ecol.* 72: 855–871.
- Marrs R. H. (1993): An assessment of change in *Calluna* heathlands in Breckland, eastern England, between 1983 and 1991. – *Biol. Conserv.* 65: 133–139.
- Oborny A. (1879): Die Flora des Znaimer Kreises. – *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn* 17: 105–304.
- Rosén E. (1995): Periodic droughts and long-term dynamics of alvar grassland vegetation on Öland, Sweden. – *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 131–140.
- Schubert R. (1960): Die zwergstrauchreichen azidophilen Pflanzengesellschaften Mitteldeutschlands. – *Pflanzensoziologie* 11: 1–235.
- Sedláková I. & Chytrý M. (v tisku, a): Regeneration patterns in a Central European dry heathland: effects of burning, sod-cutting and cutting. – *Plant Ecol.*
- Sedláková I. & Chytrý M. (v tisku, b): Mohla být disturbance příčinou změny jihomoravského suchého trávníku ve vřesovišti? – *Zpr. Čes. Bot. Společ., Mater* 17.
- Steubing L. (1993): Der Eintrag von Schad- und Nährstoffen und deren Wirkung auf die Vergrasung der Heide. – *Ber. R.-Tüxen-Ges.* 5: 113–133.
- van Rheenen J. W., Werger M. J. A., Bobbink R., Daniels F. J. A. & Mulders W. H. M. (1995): Short-term accumulation of organic matter and nutrient contents in two dry sand ecosystems. – *Vegetatio* 120: 161–171.
- Vesecký A. [ed.] (1961): Podnebí Československé socialistické republiky. Tabulky. – Hydrometeorologický ústav, Praha.
- Vozárová M. (1986): Xerothermné trávovo-bylinné spoločenstvá Zoborskej skupiny Tríbeča. – *Zborn. Slov. Nár. Múz., Prír. Vedy* 32: 3–31.
- Wegener U. (1991): Schutz und Pflege von Lebensräumen. – G. Fischer, Jena & Stuttgart.
- Whittaker E. & Gimingham C. H. (1962): The effects of fire on regeneration of *Calluna vulgaris* (L.) Hull from seed. – *J. Ecol.* 50: 815–822.