

## Mohla být disturbance příčinou změny jihomoravského suchého trávníku ve vřesoviště?

Can a disturbance event caused the shift of southern Moravian dry grassland to heathland?

Iva Sedláková<sup>1,2)</sup>

Milan Chytrý<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Katedra systematické botaniky a geobotaniky Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity, Kotlářská 2, 602 00 Brno, e-mail: chytry@sci.muni.cz

<sup>2)</sup> Botanický ústav AV ČR, Poříčí 3b, 603 00 Brno, e-mail: sedlak@brno.cas.cz

### Úvod

Při fytoocenologickém studiu vegetace sekundárních suchých trávníků a vřesovišť na jihovýchodním okraji Českého masívu (Ambrozek & Chytrý 1990, Chytrý et al. 1997) bylo zjištěno, že pro bývalé pastviny na tvrdých silikátových horninách na Plumlovsku, Brněnsku, v oblasti středního toku Jihlavy a Jevišovky, v okolí Znojma a u rakouského města Retz je nejtypičtější vegetací krátkostébelný suchý trávník ze svazu *Koelerio-Phleion phleoidis*, popsáný jako asociace *Potentillo arenariae-Agrostietum vinealis*. Na několika místech, a to zejména v mírně zvlněně krajině mezi Znojmem a Retzem, se v těchto suchých trávnících mozaikovitě uplatňují porosty vřesu (*Calluna vulgaris*). Suché trávníky a vřesoviště jsou si floristicky dosti podobné výskytem stepních druhů (*Agrostis vinealis*, *Asperula cynanchica*, *Avenula pratensis*, *Campanula moravica*, *Carex humilis*, *Dianthus* cf. *pontederiae*, *Potentilla arenaria*, *Pseudolysimachion spicatum*, *Pulsatilla grandis*, *Thymus praecox* aj.) a jsou spolu těsně spojeny nejen prostorově, ale s největší pravděpodobností také sukcesními přechody.

Několik podstatných odlišností obou vegetačních typů však vedlo ve fytoocenologickém systému k oddělení vřesovišť do samostatné asociace *Carici humilis-Callunetum* (svaz *Genistion pilosae*). Především se oba typy liší fyziologicky a při praktickém používání klasifikace vegetace by bylo poměrně zavádějící, kdyby porosty s dominantním vřesem byly řazeny mezi stepní, travnobylinnou vegetaci a ne mezi vřesoviště. Jasně jsou i floristické rozdíly. Porosty

vřesu doprovázejí vyhraněně vřesovištní acidofilní druhy jako je *Avenella flexuosa*, *Hieracium umbellatum* nebo *Antennaria dioica*, hojný je také vřesovištní keřík *Genista pilosa*. Naproti tomu v suchém trávníku se uplatňují mezofilní druhy jako *Lotus corniculatus* (vedle něj ale patrně také xerofilní *L. borbasii*), *Cerastium arvense*, *Agrostis tenuis* aj.

### Možné příčiny ekologické diferenciac vřesovišť a suchých trávníků

Na lokalitách s mozaikou vřesovišť a suchých trávníků byla gradientovou analýzou zjištěna průkazná vazba vřesovišť na mělké půdy a půdy s vyšší aciditou (Sedláková 1995). Zatímco vřesoviště rostla většinou na půdě o pH kolem 3 až 4, suché trávníky byly vázány spíše na půdy o pH vyšším než 4. Z prosté korelace však není možné usuzovat, jestli nižší hodnoty pH jsou příčinou nebo důsledkem existence vřesoviště. V úvahu připadají zejména tyto dvě hypotézy:

1. Z hlubších a méně kyselých půd je vřes vytlačen na mělké kyselé půdy konkurenčně silnějšími bylinami a trávami. Vřes poměrně dobře snáší stres z nedostatku živin a vody, přitom se zejména během klíčení a v mládí lépe prosadí na mělké půdě při absenci kompetice. Brien (1950, sec. Gimingham 1960) uvádí, že vřes klíčí prakticky stejně dobře při pH 3,2 a 6,6 na čistém písku s živným roztokem, zatímco Poel (1949) zjistil na agaru dokonce maximální klíčení při pH 4. To by dokonce nasvědčovalo tomu, že vřes je spíše druh acidofilní než acidotolerantní a potom by vazba vřesu na kyselé půdy nebyla jen důsledkem kompetičního vyloučení z bazičtějších stanovišť, ale přímo preferencí stanovišť kyselých.

2. Vyšší acidita pod porostem vřesu nemusí být příčinou, ale důsledkem existence vřesoviště. Při rozkladu vřesového opadu se uvolňují organické kyseliny, které druhotně zvyšují kyselost půdy (Gimingham 1960).

Při průzkumu vegetace většího množství podobných lokalit na jihovýchodním okraji Českého masívu bylo nápadné, že na většině z nich vřes buď zcela chybí nebo je přítomen jen v ojedinělých polykormonech, zatímco v oblasti mezi Znojmem a Retzem se uplatňují rozsáhlé vřesovištní porosty. Přitom běžným terénním průzkumem nebyl zjištěn žádný stanovištní rozdíl mezi lokalitami s vřesem a bez vřesu. Je proto na místě uvažovat o historických příčinách této diferenciac. Patrně nejhustší a nejrozsáhlejší porosty vřesu jsou dnes na lokalitě Kraví hora u Znojma, kde bylo před druhou světovou válkou vojenské cvičiště. Dodnes jsou v terénu patrné zbytky okopů, valů a dalších antropogenních tvarů. To nás

vedlo k hypotéze, že narušování drnu a obnažování holé půdy mohlo podnitit šíření vřesu v porostech suchých trávníků.

Tuto hypotézu by podporoval i fakt, že vřes lépe klíčí na obnažené minerální půdě než v porostu s půdou pokrytou vrstvou stařiny nebo opadu. V severozápadním Německu a v zemích Beneluxu byl tradiční formou managementu tzv. Plaggenhieb, tj. stržení drnů, které byly přenášeny na pole jako hnojivo (Gimingham 1994, Ellenberg 1996). Na obnažené minerální půdě se vřesoviště dobře obnovovalo díky masivnímu klíčení semenáčů. Nejsou nám však známy žádné důkazy o tom, že by byl podobný management někdy uplatňován na jihovýchodním okraji Českého masívu, nicméně podobné antropogenní narušení travního porostu se mohlo na některých lokalitách z různých příčin v minulosti udát.

Za účelem prověření možnosti vzniku vřesovišť na disturbovaných místech jsme založili dvě pokusné plochy v oblasti vřesovišť jižně od Znojma, odstranili na nich drn a po šest let sledovali vývoj vegetace.

## Metodika

Dvě trvalé plochy o rozměrech 4×4 m byly založeny v Národním parku Podyjí u obci Popice a Havraníky. Průměrná roční teplota území je v rozmezí 8–9 °C, průměrné roční srážky přibližně 550 mm (Vesecký 1961). Vřesoviště a suché trávníky se vyskytují v lehce zvlněné krajině na podkladu biotického granitu s půdami rankerového typu v nadmořské výšce 300–340 m.

Plocha u obce Popice se nachází za kapličkou asi 0,4 km JZ od kostela. Před založením pokusu v r. 1992 zde byl suchý trávník s menším zastoupením vřesu. V okolí plochy expandovala do tohoto trávníku *Calamagrostis epigejos*, místy tvořící husté porosty. V blízkosti byla menší skupina borovic a akátina s podrostem tvořeným *Arrhenatherum elatius*, která byla v průběhu pokusu vykácena. V celém širším prostoru vřesovišť na Znojemsku se od roku 1995 začalo do suchých trávníků expanzivně šířit *Arrhenatherum elatius*.

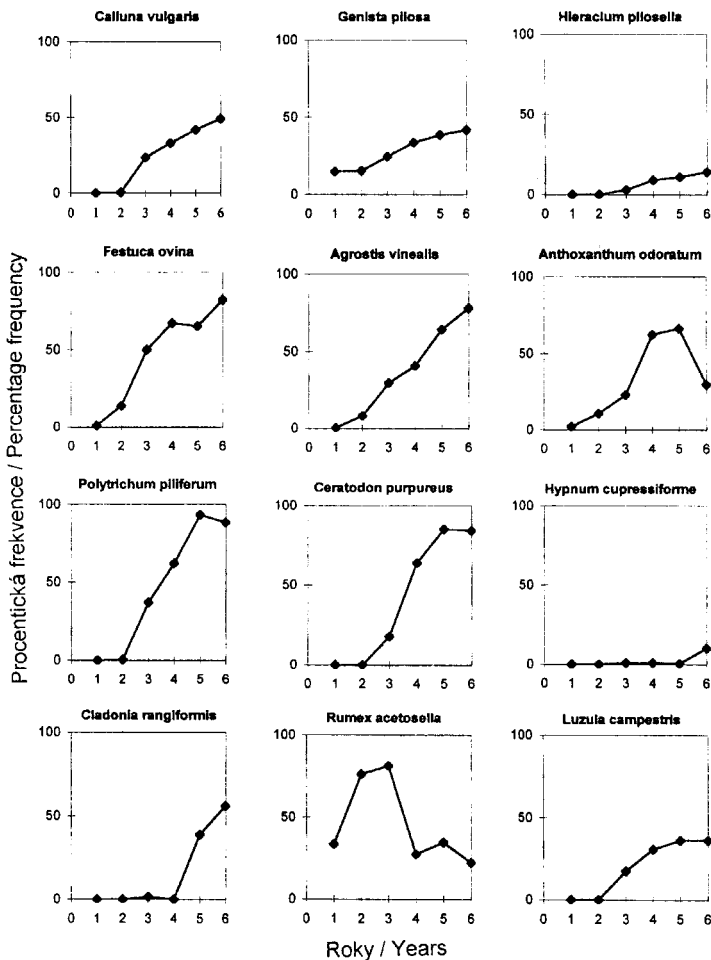
Plocha u obce Havraníky se nachází 1,0 km Z od kostela, na SV úbočí kopce Staré vinice (kóta 339), a to v mozaikovitém porostu vřesoviště a suchého trávníku. Přímou ploše dosahoval vřes před založením pokusu pokryvnosti přibližně 50 %. V bezprostředním okolí nebyly v době jejího založení žádné větší porosty expanzivních trav nebo dřevin.

V polovině dubna 1992 byly obě plochy fixovány kovovými kolíky a hřebíky, byly zryty a vegetace, opad a svrchní vrstva půdy až na úroveň matečné horniny byly odneseny pryč. Každá z těchto ploch byla rozdělena pomocí sítě na čtverce 25×25 cm, ve kterých byla zaznamenávána prezence všech druhů cévnatých rostlin, mechorostů a lišejníků. Současně byly v každém čtverci počítány nově vyklíčené semenáče vřesu. První sběr dat byl vykonán v srpnu 1992 a opakován vždy v letním období po následujících 5 let. Okrajové frekvenční čtverce byly ze zpracování vyloučeny, protože v některých z nich se v pozdějších letech projevil okrajové efekty přerůstání vegetace z okolí.

## Výsledky

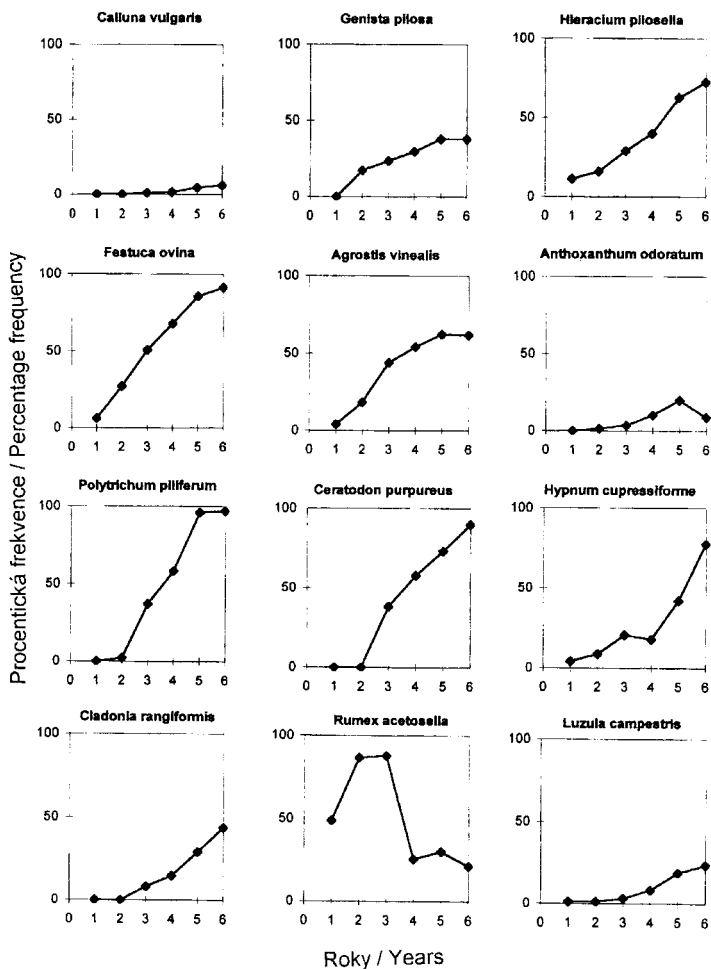
Odstranění drnů znamenalo pro většinu druhů rostlin téměř úplnou likvidaci a v trvalých plochách zůstaly jen některé hlouběji uložené podzemní orgány. Během první vegetační sezóny (v roce 1992) zůstalo 95 % ploch bez vegetace. Změny ve frekvenci vybraných druhů, reprezentujících různé životní formy a funkční typy, během šesti let sekundární sukcese zachycují obr. 1 a 2. V počáteční fázi sekundární sukcese převládaly druhy, které byly schopny regenerovat ze zachovalých vegetativních orgánů, např. *Genista pilosa*, *Hypericum perforatum*, *Achillea collina*, *Pulsatilla grandis*, *Centaurea rhenana* a *Pimpinella saxifraga*. Po tomto iniciálním sukcesním stadiu následovalo ve druhé vegetační sezóně rychlé rozšíření *Rumex acetosella*, patrně díky schopnosti regenerovat z adventivních pupenů na kořenech (Klímešová – ústní sdělení, 1997). Tento druh po kulminaci ve třetím roce rychle ustupoval současně se zapojováním porostu. Druhově bohaté společenstvo se začalo utvářet od 3 roku díky šíření trav *Festuca ovina*, *Agrostis vinealis* a *Anthoxanthum odoratum*, bylin, akrokarpních mechů jako je *Polytrichum piliferum* a některých druhů rodů *Cladonia*. Z bylin se intenzivně šířilo zejména *Hieracium pilosella*, které díky vegetativnímu šíření zabralo zejména u Popic velkou část plochy. V poslední vegetační sezóně začaly ustupovat akrokarpní mechy *Ceratodon purpureus* a *Polytrichum piliferum* a šířil se pleurokarpní mech *Hypnum cupressiforme*, kterému patrně více vyhovuje zapojenější vegetace. Přestože v obou plochách byl průběh sekundární sukcese velmi podobný, lišily se v klíčení semenáčů vřesu.

Na trvalé ploše u Havraníků, kterou obklopoval mozaikovitý porost vřesu, se tento druh během sekundární sukcese obnovoval ze semen, ale klíčení bylo velmi nerovnoměrně rozděleno mezi jednotlivé roky (tab. 1). Srovnání s meteorologickými daty ukázalo, že tato nerovnoměrnost byla nezávislá na množství srážek v jednotlivých vegetačních sezónách. V prvních dvou letech byla regenerace prakticky nulová, patrně kvůli extrémním mikroklimatickým podmínkám na obnažené žulové zvětralině. Ve třetím roce se objevilo 475 semenáčů *Calluna vulgaris*. Příčina zpoždění masivního klíčení a uchycování semenáčů byla patrně v tom, že až ve třetím roce se na ploše místy uchytily trsy trav a polštářky akrokarpních mechů, které mohly vytvořit příznivější mikroklima a zadržet určité množství vody. Při zapojování vegetace v dalších vegetačních sezónách se semenáče objevovaly už v mnohem menším množství. Obr. 3 ukazuje, že klíčení semenáčů probíhalo s různou intenzitou v různých částech plochy. Nejdříve byl kolonizován mírně snížený reliéf (levá dolní část čtverce), kde po zásahu nedošlo k odplavení veškeré jemnozeme. S postupujícím zarůstáním plochy vegetací se vřes dostával i do středové části plochy ze zcela obnaženým skalním podložím.



Obr. 1. – Změny ve frekvenci vybraných druhů během sekundární sukcese po odstranění drnů na trvalé ploše u Havraníků. Vodorovná osa představuje šest po sobě následujících let, svislá osa procentickou frekvenci ve čtvercích 25×25 cm.

Fig. 1. – Frequency pattern of selected species during the secondary succession after sod-cutting in Havraníky permanent plot. Horizontal axis – six consecutive years; vertical axis – percentage frequency in squares 25×25 cm.

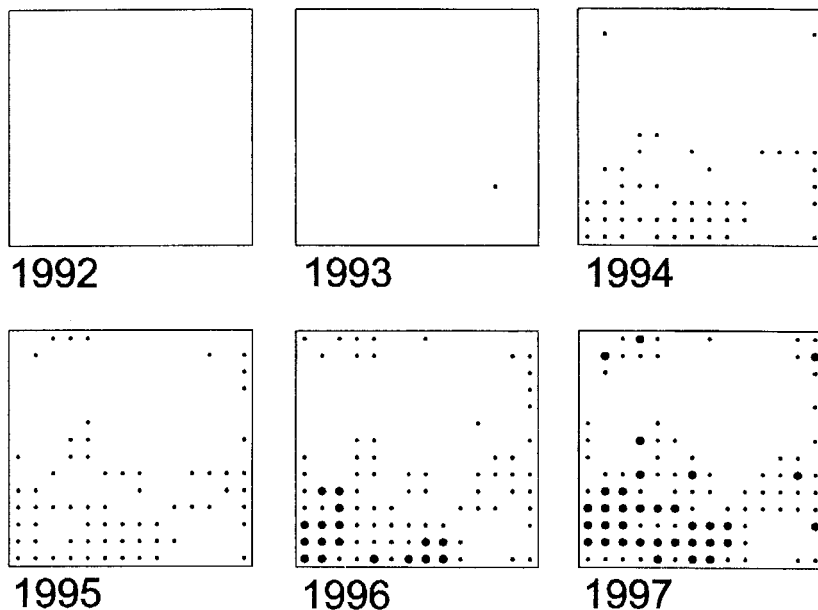


Obr. 2. – Změny ve frekvenci vybraných druhů během sekundární sukcese po odstranění dřevů na trvalé ploše u Popic. Vodorovná osa představuje šest po sobě následujících let, svislá osa procentickou frekvenci ve čtvercích 25×25 cm.

Fig. 2. – Frequency pattern of selected species during the secondary succession after sod-cutting in Popice permanent plot. Horizontal axis—six consecutive years; vertical axis—percentage frequency in squares 25×25 cm.

Tab. 1. – Nově vyklíčené semenáče keřů, keřů a stromů na trvalých plochách.  
 Table 1. – Seedlings of low shrubs, shrubs and trees emerged in the permanent plots.

| Lokalita<br>Rok (19..)        | Havraníky |    |     |    |    |    | Popice |    |    |    |    |    |
|-------------------------------|-----------|----|-----|----|----|----|--------|----|----|----|----|----|
|                               | 92        | 93 | 94  | 95 | 96 | 97 | 92     | 93 | 94 | 95 | 96 | 97 |
| <i>Calluna vulgaris</i>       | 0         | 3  | 475 | 57 | 39 | 15 | 0      | 0  | 3  | 6  | 4  | 1  |
| <i>Sarothamnus scoparius</i>  | 0         | 0  | 0   | 0  | 0  | 0  | 0      | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  |
| <i>Crataegus cf. monogyna</i> | 0         | 0  | 0   | 0  | 0  | 1  | 0      | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Rosa</i> sp.               | 0         | 3  | 4   | 4  | 0  | 0  | 0      | 2  | 3  | 3  | 4  | 3  |
| <i>Pinus sylvestris</i>       | 4         | 2  | 2   | 1  | 1  | 1  | 12     | 9  | 5  | 0  | 4  | 2  |
| <i>Quercus petraea</i>        | 0         | 0  | 0   | 0  | 1  | 1  | 0      | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |



Obr. 3. – Prostorové znázornění regenerace vřesu na trvalé ploše u Havraníků. Menší tečky znázorňují prezenci vřesu ve frekvenčních čtvercích 25×25 cm, větší tečky znamenají dominanci vřesu. Terén v levé dolní část plochy je mírně snížený a udržela se tam slabá vrstva jemnozeme, zatímco pravá horní část byla oderodována na skalní podloží.

Fig. 3. – Spatial pattern of *Calluna* regeneration in Havraníky permanent plot. Small dots denote presence of *Calluna* in frequency squares of 25×25 cm; larger dots stand for dominance of *Calluna*. The terrain in the bottom left part of the plot is slightly depressed and supports a thin layer of fine soil, whereas the upper right part has been eroded to the level of bedrock.

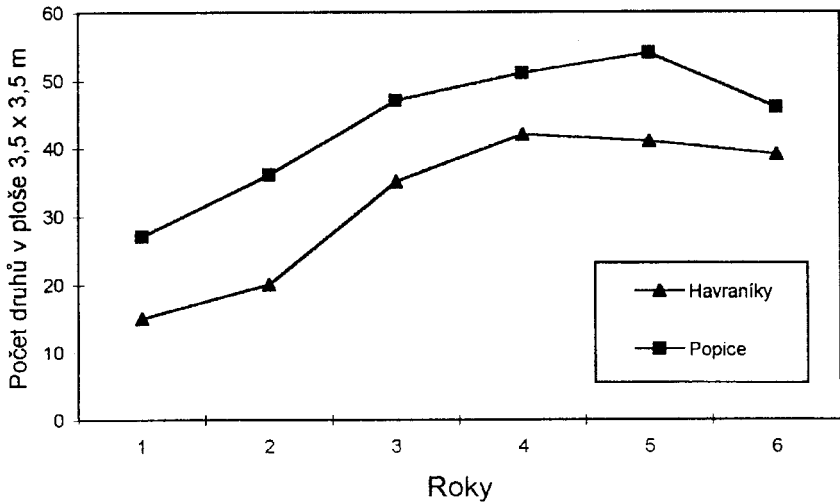
Naopak téměř žádná generativní regenerace vřesu nebyla pozorována v trvalé ploše u Popic (obr. 2), která byla obklopena porosty *Arrhenatherum elatius* a *Calamagrostis epigejos* a jen několika málo polykormony vřesu. Tyto rozdíly v klíčení způsobily obnovu vřesovišť v trvalé ploše u Havraníků a vývoj suchého trávníku v trvalé ploše u Popic. Je zajímavé, že se na plochu nerozšířily uvedené expanzivní druhy trav, přestože *Calamagrostis epigejos* tvoří místy dosti husté porosty v celém prostoru vřesovišť a stepních trávníků na Znojemsku a *Arrhenatherum elatius* zde masívně expandovalo v letech 1995 a zejména 1996 na rozsáhlých plochách. V roce 1997 byla trvalá plocha u Popic obklopena hustým porostem *Arrhenatherum elatius*, který náhle končil přesně na její hranici a nezasahoval na místa, z nichž byl v roce 1992 odstraněn drn. Mělká půda tedy invazi ovsíku odolává a možnými příčinami může být nedostatek živin (N, P), sucho nebo nižší pH. Na druhé straně na této ploše hrozí expanze *Sarothamnus scoparius*, který se ve čtvrtém roce uchytil jako jediný semenáč a pomalu se rozrůstá. Na obou plochách se objevilo i několik semenáčů dřevin (tab. 1), většina z nich však během léta uschla. Pouze na ploše u Havraníků se úspěšně uchytily dva exempláře borovice.

Během sekundární sukcese vzrůstal počet druhů v celých plochách 4×4 m i průměrný počet druhů v ploškách 25×25 cm až do pátého roku, zatímco v šestém roce už nárůst stagnoval (obr. 4, 5). Maximální počty druhů byly větší než na ostatních sledovaných plochách s méně intenzivní nebo žádnou disturbancí (Sedláková & Chytrý 1999a, b). Tento vývoj se zdá být konzistentní s „hypotézou střední disturbance“ (Connel 1978, Huston 1979), podle které by měl počet druhů po disturbanci nejprve vzrůstat a po určité době opět klesat. Zatímco v prvních letech byla vegetace velmi rozvolněná a proto byla zřejmě omezená kompetice, při zapojování porostu v šestém roce už patrně z kompetičních důvodů další druhy do ploch nepronikaly nebo některé dřive uchycené druhy ustoupily. Také se možná do ploch dostaly už téměř všechny druhy z lokální flóry, které byly schopné tolerovat dané stanovištní podmínky.

## Diskuse

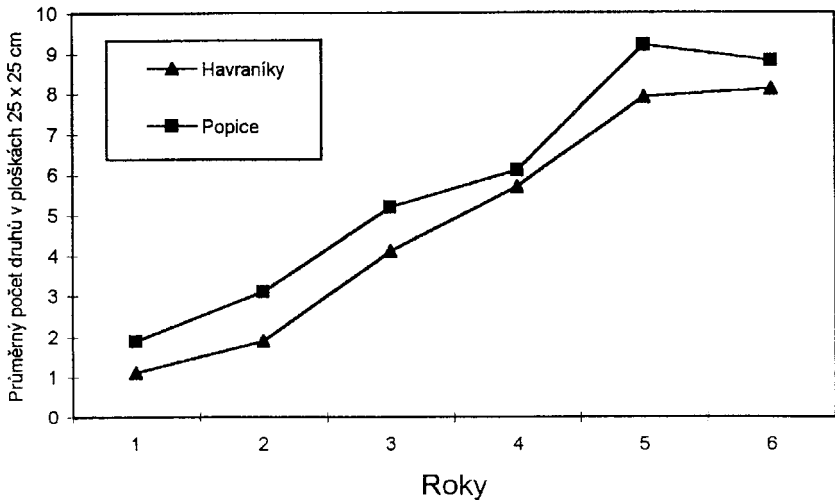
Každá ze dvou ploch, na nichž byla odstraněna vegetace a svrchní vrstva půdy, se vyvíjela odlišně. Na ploše ležící uprostřed vřesovištní vegetace se díky klíčení semenáčů během šesti let postupně obnovoval porost vřesu. Na ploše, v jejímž okolí byl trávník a poměrně málo vřesových polykormonů, bylo klíčení vřesu





Obr. 4. – Počet druhů v plochách 4×4 m v průběhu šesti let sekundární sukcese.

Fig. 4. – Number of species in 4×4 m plots over six years of secondary succession.



Obr. 5. – Počet druhů v plochách 25×25 cm v průběhu šesti let sekundární sukcese.

Fig. 5. – Number of species in 25×25 cm plots over six years of secondary succession.

zanedbatelné a v důsledku toho se postupně obnovoval suchý trávník.

Je sice obtížné počáteční průběh sekundární sukcese na pouhých dvou plochách zevšeobecňovat, přesto se zdá, že disturbance, při které je obnažena minerální půda, může vést k šíření vřesu na úkor suchých trávníků díky generativní reprodukci. Ke klíčení vřesu je kromě existence plošek s obnaženou minerální půdou (Gimingham 1960) nutný také dostatečný přísun semen z bezprostředního okolí. Vřes je sice anemochorní druh s lehkými semeny, ale jak zjistili Legg et al. (1992), hustota semenného deště je nepřímo úměrná vzdálenosti od zdrojové rostliny. Na druhé straně má vřes dlouho životaschopnou vytrvalou semennou banku (Hill & Stevens 1981, Willems 1988, Bruggink 1993), i když většina semen je podle údajů z Holandska (Bruggink 1993) uložena v humusové vrstvě a jejich počet v minerální půdě je velmi nízký.

Obnova vegetace po odstranění biomasy a svrchní vrstvy půdy je poměrně pomalá, v každém případě pomalejší než např. po vypálení (Sedláková & Chytrý 1999 a, b). Toto je známo i ze severozápadní Evropy, kde se odstraňování drnů používalo jako jedna z metod managementu vřesovišť (Gimingham 1981, 1994, Werger et al. 1985, Diemont & Linthorst Homan 1989). Odstraněním drnů se totiž z ekosystému odčerpají živiny a sníží se produktivita stanoviště (Diemont 1994). Na živiny relativně náročné trávy a byliny jsou proto v počáteční fázi sekundární sukcese znevýhodněny, zatímco pomalu rostoucí, ale nenáročné keřky (kromě vřesu také *Genista pilosa*) mají dost času vytvořit při absenci konkurence více či méně zapojený porost. Jakmile tento porost vytvoří, stávají se díky své chamaefytní životní formě a stálezelenosti hlavním kompetitorem o světlo a automaticky i dominantou porostu na mnoho let. Produkci kyselého a špatně rozložitelného opadu navíc modifikují prostředí.

Nějaký druh disturbance kdysi v minulosti, doprovázený obnažením minerální půdy, tedy mohl být příčinou vzniku vřesovištní vegetace v území mezi Znojmem a Retzem. Na strmějších svazích to mohla být eroze půdy v důsledku nadměrného vypásání, ať už v někdejších rozvolněných pastevních lesích nebo po odlesnění. V rovinatějších polohách připadá v úvahu hrabání steliva nebo i neúspěšný pokus přeměnit tyto mělké půdy na žulových zvětralinách v ornou půdu. Příčinou mohly být i středně silné až silné požáry, při kterých sice nedochází k tak výraznému ochuzení ekosystému o živiny a kompetitivní výhoda keřků oproti travám a bylinám není tak výrazná, mohou však být významným faktorem pro zmlazování vřesu a tedy i pro dlouhodobé udržení vřesoviště na lokalitě (Sedláková & Chytrý

1999 a,b). Uvedené zásahy se patrně uplatňovaly na mnoha lokalitách společně.

Kromě disturbance však byla nutnou podmínkou vzniku vřesovišť existence zdrojů diaspor vřesu na přirozených stanovištích někde v blízkém okolí. Ohniskem šíření mohly být s velkou pravděpodobností populace vřesu v rozvolněných acidofilních až teplomilných doubravách na horních částech svahů v údolí Dyje (*Calluno-Quercetum*, *Luzulo albidae-Quercetum petraeae*, *Genisto pilosae-Quercetum petraeae*, viz Chytrý & Vicherek 1995). V minulosti byly tyto lesy v přímém kontaktu s odlesněnou plochou, která sahala od obcí Havraníky a Popice až po hranu údolí a byla využívána jako obecní pastvina. Tato situace je zakreslena na katastrálních mapách z let 1824 a 1879, uložených v Moravském zemském archívu v Brně, a je nanejvýš pravděpodobné, že mozaika suchých trávníků a vřesovišť se v tomto území vyskytovala už mnohem dříve. Rakouská vřesoviště u města Retzu jsou sice od údolí Dyje vzdálená asi 6–7 km a poměrně izolovaná, leží však na rozdíl od vřesovišť na české straně v terénu s prudšími svahy, kde si lze přirozený výskyt vřesu v někdejších rozvolněných doubravách snadno představit. V každém případě však naše znalosti historie této vegetace zůstávají na úrovni spekulativních hypotéz, podobně jako je tomu u mnoha dalších sekundárních rostlinných společenstev kolinního stupně.

## Poděkování

Naše díky patří Správě Národního parku Podyjí za povolení k výzkumu, ubytování a všestrannou podporu, Brožku Grunovi, Madle Chytré a Svátě Kubešové za pomoc při sběru dat a Vítu Grulichovi za připomínky k textu. Výzkum byl podpořen granty GA ČR 206/93/2052 a 206/96/0131.

## Summary

It is hypothesized that some disturbance event in the past may have been responsible for the shift from an acidophilous dry grassland (*Koelerio-Phleion phleoidis*) to a dry heathland (*Geniston pilosae*) in the southern part of the Czech Republic (Podyjí National Park). Two permanent plots (4×4 m), wherein experimental sod-cutting to mineral soil simulated such a disturbance, were established, and vegetation recovery was studied over six years of secondary succession. Species composition in 25×25 cm grid squares was recorded. Heathland regrowth depended upon whether seed germination occurred within the plot. When germination occurred, development tended toward heathland; otherwise it tended toward grassland. Disturbance facilitates *Calluna vulgaris* regeneration from seed by exposing mineral soil. Sod-cutting is also associated with considerable nutrient depletion, which favours stress-tolerant *Calluna* over grasses and forbs. The establishment of heathland following disturbance is possible, provided there are diaspore sources near the disturbed area.

## Literatura

- 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.
- Bruggink M. (1993): Seed bank, germination, and establishment of ericaceous and gramineous species in heathlands. – In: Aerts R. & Heil G. W. [eds.], *Heathlands. Patterns and processes in a changing environment*. Kluwer, Dordrecht etc., p. 153–180.
- Connell J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1309.
- Diemont W. H. (1994): Effects of removal of organic matter on the productivity of heathlands. – *J. Veg. Sci.* 5: 409–414.
- Diemont W. H. & Linthorst Homan H. D. M. (1989): Re-establishment of dominance by dwarf shrubs on grass heaths. – *Vegetatio* 85: 13–19.
- 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. (1981): Conservation: European heathlands. – In: Specht R. L. [ed.], *Heathlands and related shrublands of the world*, B. Analytical studies. Elsevier, Amsterdam, p. 249–259.
- Gimingham C. H. (1994): Lowland heaths of West Europe: Management for conservation. – *Phytocoenologia* 24: 615–626.
- Hill M. O. & Stevens P. A. (1981): The density of viable seed in soils of forest plantations in Upland Britain. – *J. Ecol.* 69: 693–709.
- Huston M. (1979): A general hypothesis of species diversity. – *Am. Nat.* 113: 81–101.
- Chytrý M., Mucina L., Vicherek J., Pokorný-Strudl M., Strudl M., Koš A.J. & Maglůcký Š. (1997): Die Pflanzengesellschaften der westpannonischen Zwergstrauchheiden und azidophilen Trockenrasen. – *Diss. Bot.* 277: 1–108.
- Chytrý M. & Vicherek J. (1995): Lesní vegetace Národního parku Podyjí/Thayatal. Die Waldvegetation des Nationalparks Podyji/Thayatal. – Academia, Praha.
- Legg C. J., Maltby E. & Proctor M. C. F. (1992): The ecology of severe moorland fire on the North York moors: seed distribution and seedling establishment of *Calluna vulgaris*. – *J. Ecol.* 80: 737–752.
- Poel L. W. (1949): Germination and development of hearther and the hydrogen ion concentration of the medium. – *Nature* 163: 647–648.
- Sedláková I. (1995): *Ekologická studie o vegetaci teplomilných vřesovišť v Národním parku Podyjí*. – Ms. [Dipl. pr., depon. in: Masarykova univerzita, Brno].
- Sedláková I. & Chytrý M. (1999 a): Regeneration patterns in a Central European dry heathland: effects of burning, sod-cutting and cutting. – *Pl. Ecol* (in press).
- Sedláková I. & Chytrý M. (1999 b): Sekundární sukcese vřesovišť v Národním parku Podyjí po vypálení a pokosení: využití pro management. – *Příroda* (in press).
- Vesecký A. [ed.] (1961): *Podnebí Československé socialistické republiky*. Tabulky. – Hydrometeorologický ústav, Praha.
- Werger M. J. A., Prentice I. C. & Helsen H. P. A. (1985): The effect of sod-cutting to different depths on *Calluna* heathland regeneration. – *J. Env. Manag.* 20: 181–188.
- Willems J. H. (1988): Soil seed bank and regeneration of a *Calluna vulgaris* community after forest clearing. – *Acta Bot. Neerl.* 37: 313–320.