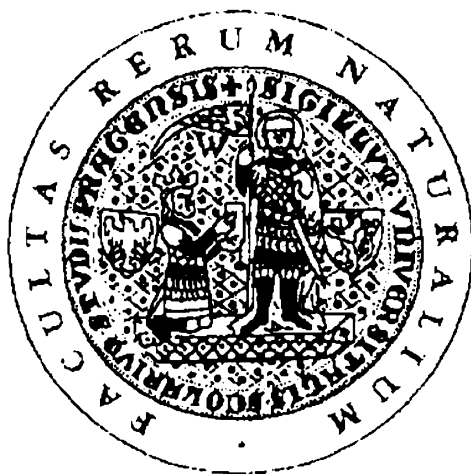


Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky



Cecilie Jarošíková

Vlastnosti semen určující druhové složení bylinných společenstev na
bývalých polích

Species traits influencing species composition of grasslands on former fields

Bakalářská práce

Praha 2009

Školitelka: doc., RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

OBSAH

Obsah	1
Abstrakt.....	2
Abstract	2
Klíčová slova	2
Key words	2
Úvod.....	3
Literární rešerše	4
Kap 1.: Sukcese.....	4
Kap 2.: Louka je když.....	6
Kap 3.: Rozmnožování rostlin	7
3.1.: Obecné vlastnosti semen.....	7
3.1.A: Velikost semen.....	8
3.1.B: Tvar semene	9
3.2.: Mechanismy šíření semen.....	9
3.2.A: Šíření semen v prostoru	9
3.2.A.a: Přehled mechanismů šíření	9
3.2.A.b: Anemochori neboli šíření větrem.....	12
3.2.A.c: Hydrochorie neboli šíření vodou.....	13
3.2.A.d: Zoochorie neboli šíření za pomoci zvířat	14
3.2.A.e: Antropochorie neboli šíření způsobené člověkem ...	16
3.2.B: Šíření semen v čase	18
3.2.B.a: dormance	18
3.2.B.b: semenná banka	19
3.3.: Rizika klíčení semenáčků	21
3.3.A: Klíčivost sama o sobě	21
3.3.B: přežívání klíčících rostlinek a semenáčků	22
3.4.: Realizované dálkové šíření rostlin.....	23
3.5.: Vegetativní růst.....	24
Kap 4: Parametry dospělých rostlin a porostu důležité pro šíření druhu.....	27
4.1.: Růstová forma.....	27
4.2.: Charakter porostu.....	27
4.3.: Dlouhověkost rostliny.....	27
4.4.: Výška rostliny	28
4.5.: Produkce semen	28
Kap 5: Co se o problematice ví.....	29
Závěr	31
Poděkování.....	33
Seznam použité literatury	34

ABSTRAKT

Cílem této práce je shrnout poznatky o vlastnostech druhů, rostoucích na českých loukách a vytvořit postup pro budoucí diplomovou práci. Ta se bude zabývat vlastnostmi semen, určujících druhové složení na různě starých loukách Slavkovského Lesa.

Náplní této práce je tedy krom krátkého shrnutí poznatků o sekundární sukcesi a managementové specifikaci louky především pojednání metod popisu a zkoumání semen, jejich schopnosti se šířit a vyklíčit v různých podmínkách, jakož i schopnosti vytvářet semennou banku. Dále pak práce obsahuje krátké shrnutí možného náhledu na vegetativní šíření rostlin a popis několika charakteristik porostu důležitých pro šíření rostlin. Posledním bodem rešeršní části je shrnutí prací s tématem změn preferovaných typů funkční biologie v průběhu sukcesního vývoje.

Závěrem celé práce je návrh metodiky pro magisterskou práci. Cílem této práce bude zjistit vlastnosti semen bylinných druhů osidlujících různě staré louky, jejich schopnosti šíření a přežívání a porovnat tyto charakteristiky mezi jednotlivými skupinami lučních druhů.

ABSTRACT

The aim of this work is to summarise the pieces of knowledge about the characteristics of Czech grassland species and create a technique for my future MSc. thesis. It will deal with characteristics of seeds which determine the species richness on grasslands of varying age in Slavkovský les.

This work, beside of brief summarising of knowledge about secondary succession and management specification of grasslands, consist of disquisition about methods of describing and investigation of seeds, their ability for spread and germination in variable conditions and also for making the seed bank. Next the work contains brief summary of vegetative spread and description of several characteristic of growth which are important for plant spread. The last topic of the literature review is a summary of articles dealing with changes of main patterns of functional biology during the succession.

The conclusion of this work is a project of methodology for the MSc. thesis. The aim of this work will be to find out the characteristics of seeds of herbaceous species occupying the grasslands of various age, their ability of spread and survival, and to compare these characteristics in various groups of the grassland species.

KLÍČOVÁ SLOVA: sekundární sukcese, funkční biologie, šíření semen, semenná banka, klonální růst

KEY WORDS: secondary succession, functional biology, seed spread, seed bank, clone grow

ÚVOD

Tato práce se má stát jakýmsi odrazovým můstkem pro mou budoucí práci magisterskou. Ta se bude zabývat vlastnostmi druhů nově vzniklých lučních společenstev na opuštěných polích ve Slavkovském lese (západní Čechy). Pro tuto oblast existuje mnoho fytoecologických snímků luk a z map historického obhospodařování víme, jak jsou které louky staré. Dají se tedy vysledovat druhy vázané na různé stará luční společenstva. Mým úkolem bude prozkoumat tyto druhy podrobněji a zjistit, co je příčinou jejich preferencí.

V této bakalářské práci bych tedy chtěla shromáždit základní údaje o rostlinných strategiích šíření a především o metodách, jak tuto problematiku zkoumat. Výsledkem práce by nemělo být vyčerpávající shrnutí poznatků z dané oblasti, ale rozumný plán činnosti na další tři sezony. Celá práce je zpracována stylem literární rešerše.

Celou tuto práci bych chtěla uvést krátkým shrnutím poznatků o sekundární sukcesi. Ta by se dala přirovnat ke kulturní historii lidstva. Od kmenových kultur, kde bylo pro dlouhodobé přežití zásadní mít především mnoho potomků, kteří však často umírali dříve, než dosáhli dospělosti, přes postupné snižování rizik a usazování se ve městech, až po dnešní stav, kdy se mnozí snaží především přežít co nejdéle sami. Stejně tak i u rostlin můžeme sledovat tendence k přechodu od rychle se šířících málo odolných jednoletých plevelů až k dlouhověkým dřevinným druhům klimaxového stádia.

Krajinu však nenecháme kompletně zarůst stromy. V určité fázi vývoje zasáhne člověk a zvrátí vývoj směřující k lesu ve prospěch trvalé louky. Vznikne tak unikátní společenstvo, které si zvykne na určitou míru disturbance a směřuje vlastně ke zvláštní formě klimaxu udržovaného člověkem. Ukazuje se však, že na různých starých loukách jsou různé druhy rostlin (vlastní pozorování na základě dodaných fytoecologických snímků; Ejrnæs, 2008). Je to způsobeno pouze tím, které druhy měly šanci se sem rozšířit, nebo zde mají vliv i jiné faktory?

Má práce se bude zaměřovat na jednotlivé vlastnosti druhů, související s různými strategiemi šíření. Účelem je co nejlépe pokrýt celé spektrum parametrů souvisejících se šířením a pokusit se odhalit provázanost těchto faktorů se skupinami druhů vázaných na určité stáří luk. Pokud se žádnou takovouto provázanost objevit nepodaří, můžeme tvrdit, že skupiny druhů vůbec nesouvisí se šířením, tudíž jsou vázány kupříkladu na abiotické faktory, nebo jsou zcela náhodné.

VLASTNÍ LITERÁRNÍ REŠERŠE

Než ale budeme moci přistoupit k této problematice, musíme si vyjasnit prostor, ve kterém pracujeme a pár základních pojmů. V druhé části pak budeme pokračovat přímým výčtem metod zkoumání jednotlivých procesů souvisejících se šířením rostlin.

Jako všude, máme zde vždy dva možné přístupy. Buď věštíme budoucnost nebo rozebíráme minulost. Buď známe vlastnosti jedince a pokoušíme se z nich předpovědět, jak to s druhem dopadne (sledujeme parametry šíření jednotlivých rostlinných druhů a vytváříme modely), nebo známe výsledek a pokoušíme se odhadnout, co k němu vedlo (známe současnou vegetaci a sledujeme její genetickou strukturu). Pouze kombinace obou postupů nás může přiblížit skutečnosti, proto se pokusím věnovat pozornost oběma způsobům.

Nejprve ale ty termíny.

KAP. 1: SUKCESE

Prvním z termínů, který by měl být zmíněn, je výraz sukcese. Tímto termínem se označuje *nesezónní, směřovaný a spojitý proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů v určitém místě* (Begon et al., 1997). Pod touto definicí se však ukrývá mnoho různých procesů. Tato práce se bude zabývat některými aspekty takzvané sekundární autogenní sukcese. To je taková, kde byl vegetační kryt (téměř úplně) odstraněn nějakou disturbancí, ale zůstala zde například vyvinutá půda a některé diaspory. Společenstvo se zde pak vyvíjí bez dalších větších vnějších zásahů.

V přírodních podmínkách může být takovou disturbancí třeba požár nebo, v malém měřítku, narušení drnu živočichy – ať už vyšlapáním cestičky, nebo třeba přerýtím divočáky. V našem případě se budeme věnovat opuštěným polím, kde zmizí velkoplošná, pravidelná, každoroční disturbance reprezentovaná orbou a umožní tak nastartování sukcese.

Sekundární sukcese u rostlin je řízena především mezidruhovou i vnitrodruhovou konkurencí. Půda je zde totiž již vyvinuta (v případě opuštěného pole bývá dokonce velmi úživná), takže nepředstavuje žádný podstatný stresový faktor (Begon et al., 1997). V některých oblastech může však být problém s nadměrným výparem nebo erozí obnažené půdy.

Sukcese je však proces komplexní, který se netýká pouze rostlin (které nás budou zajímat nejvíce), ale i půdy a půdních živočichů. Každému z těchto aspektů se zde pokusíme věnovat

krátký odstavec, ve kterém shrneme změny, ke kterým v této oblasti dochází. (Vyšším živočichům se zde věnovat nebudeme, neboť jsou převážně vázáni na konkrétní druhové složení rostlinného společenstva (Berg & Hemerik, 2004).)

Co se půdy týče, dochází k postupnému odčerpávání minerálního dusíku a jeho integraci do rostlinných těl. Z těch se po delší době uvolňuje ve formě opadu a je znovu integrován do půdy a využíván rostlinami. Celkové množství volného dusíku v půdě tedy nejprve klesá a v pozdějších fázích zůstává konstantní, ale nízké (Compton et al., 2007; Paschke et al., 2000). Zároveň se mění strategie vázání dusíku. Zatímco v prvních fázích je ho dost volného v půdě a rostliny jsou schopny jej bez problémů čerpat samy, v pozdních fázích sukcese (v mírném pásu 200-300 let staré lesy) je většina fixace dusíku prováděna přes symbiotické bakterie (DeLuca et al., 2007).

V průběhu sukcese se mění i složení půdní mikroflory a mikrofauny. Obecně se předpokládá, že dochází k posunu od bakterií k houbám, ale tento proces je natolik vázaný na konkrétní půdní podmínky (pH, obsah vody...), že je téměř nemožné shrnout jej obecně (Allison et al., 2005; Xun-Yang He et al., 2008).

Rostlinstvo tyto procesy patrně řídí a zároveň je jimi řízeny. Obecně dochází k přechodu od jednoletých plevelů, které mohou dobře přežívat již na ještě používaném poli, k vytrvalým bylinám mezi nimiž začnou po osmém roce vývoje pomalu dominovat trávy, až nakonec k dřevinám a lesu. Proces zarůstání louky je velmi rychlý, neboť první dřeviny se často začnou objevovat již kolem desátého roku vývoje společenstva (Prach et al., 2001). Sledujeme tu tedy vlastně trend od R-strategie (tedy druhů, které se snadno šíří) ke K-strategii (tj. druhům, které spoléhají spíše na vytrvávání na stanovišti). První kolonizátoři zároveň mívají vyšší náročnost na světelné podmínky a často též na obsah živin v půdě, zatímco pozdní kolonizátoři snášejí lépe zastínění (Pierce et al., 2008; Smith et al., 2008) a umějí lépe využít i nedostatkové minerální živiny. V tom jim samozřejmě pomáhá i hlubší a široce rozvětvený kořenový systém (Antos & Halpern, 1997).

My se však nehodláme pohybovat v lese, ale po loukách – a to i loukách takových, které jsou tu přes padesát let a stále nezarostly dřevinami. Jak k tomu může dojít? Tomu se hodlám věnovat v další kapitole.

KAP. 2: LOUKA JE KDYŽ...

Jak již bylo zmíněno, má budoucí diplomová práce bude probíhat na vlhkých loukách Slavkovského lesa. Bylo by tedy asi slušné vymezit, co to louka je a co se na ní má dít z pohledu „laické veřejnosti“. Za tímto účelem jsem nahlédla do zákona o dotacích na využívání zemědělské půdy.

Zákoník vymezuje v první řadě pouze pojem takzvaného trvalého travního porostu. Jedná se o kategorii zemědělsky využívané půdy, do které spadá jak „*stálá pastvina*“, tak louka, čili „*souvislý travní porost s převahou travin určený ke krmným účelům nebo k technickému využití, který může být nejvýše jednou za pět let rozorán*“ (ministerstvo zemědělství ČR, 2007).

Využívání travních porostů je pro tento zákon neodmyslitelně spojeno se živočišnou výrobou. Dotaci nelze získat bez vlastnictví určitého množství dobytka, který se rozpočítává na celkovou výměru travního porostu (pastvin i luk) a intenzita tohoto chovu je limitována. Další podmínkou získání dotace je zachování těchto managementových podmínek:

U louky především porost dvakrát ročně sekat a posečenou biomasu odklidit. Hnojit pouze do určité malé míry a dodávat semena pouze se souhlasem kontrolních orgánů. Louka smí být i pasena a trus zvířat se pak započítává do celkové dávky dodaného dusíku.

Pastvina naopak pasena být musí a alespoň určitá část dusíku dodávaného do půdy musí pocházet z trusu pasoucích se zvířat. I pastviny však musí být sekány a to po ukončení pastvy za účelem sečení nedopasků.

A právě ono sečení a pasení je v podmínkách Střední Evropy tím faktorem, který zastaví sukcesní vývoj směřující k lesu a zamezí růstu dřevin. Pravidelné odstranění části nadzemní biomasy totiž znemožní dřevinám vytvořit dostatečné zásoby nutných k úspěšnému dokončení životního cyklu a připraví je o většinu nadzemních pupenů, čímž zabrání vzniku dřevinných porostů (Konvička 2005).

Ač je mezi sečením a pasením pro většinu druhů rozdíl, rozhodli jsme se nakonec pro naše účely výrazně libozvučnější pojem „louka“ sloučit s pojmem „trvalý travní porost“. Není-li tedy řečeno jinak, používám v celém textu výraz „louka“ pro jakýkoli velkoplošný travní porost, který nezarůstá dřevinami.

· A proč se vlastně zabývat takovýmto ryze uměle udržovaným společenstvem?

Louky jsou totiž v našich podmínkách společenstvem s vůbec největší druhovou diversitou na jednotku plochy. Hostí mnoho kriticky ohrožených druhů a to nejen rostlinných, ale i živočišných – především hmyzu. Krom toho zabírají značnou část rozlohy našeho státu a zvyšují heterogenitu našeho životního prostředí (Konvička, 2005). Naše poznání procesů, které řídí vznik kulturních luk, tedy může přispět k zlepšení druhové diversity tohoto ekosystému a tak k ochraně ohrožených druhů.

KAP 3: ROZMNOŽOVÁNÍ ROSTLIN

Nyní tedy již víme, v jakém prostředí budeme pracovat a můžeme začít s prací.

Různé studie ukazují, že nejkritičtějším obdobím životního cyklu je pro většinu rostlin vytvoření semen, jejich rozšíření, uchycení a vyklíčení (Jongejans et al., 2006; Rey & Alcantara, 2000). V této části práce bych chtěla shrnout některé možné přístupy ke zkoumání této problematiky. Samozřejmě se speciálním zřetelem na techniky a poznatky využitelné v podmínkách středoevropských luk.

Chtěla bych postupovat od dozrálého, letícího semene, přes jeho uchycení a vyklíčení, až po dospělý porost druhu produkující další semena. Chtěla bych zde shrnout, před jakými volbami rostlinný organismus v jednotlivých fázích života stojí a jak můžeme tyto volby zkoumat. Budeme sledovat jak metody umožňující tvorbu predikčních modelů, tak metody zkoumání konkrétního stavu porostu.

3.1.: Obecné vlastnosti semen

Říkám zde, že začneme od letícího semene. Ovšem ta část, která opouští rostlinu za účelem vytvoření potomstva nemusí vždy být pouze holé semeno. Často je kryto či nadnášeno dalšími útvary, vzniklými již nikoli přeměnou samotného zárodečného vaku s jeho obaly (semeno), či dokonce ne pouze semeníku (plod), ale i jiných květních částí. Této části rostliny se odborně říká dispersule a může zahrnovat nejrůznější části rostliny (Knevel, 2005). Pro zjednodušení pojmů však budu používat v celé práci výraz semeno i ve smyslu dispersule, nebude-li řečeno jinak.

V následujících odstavcích bych se ráda podívala na dva parametry semen, které nás mohou upoutat ještě dříve, než semeno opustí mateřskou rostlinu. Jsou jimi velikost a tvar.

3.1.A: VELIKOST SEMEN

Jak má rostlina dělat velká semena? Za touto otázkou se skrývá mnoho různých faktorů ovlivňujících odpověď.

Na první pohled nás napadne, že velká semena obsahují mnoho zásobních látek, ze kterých mohou klíční rostlinky dlouho čerpat a mají tak zajištěny dobré startovní podmínky i v nepříznivém prostředí (Reader, 1993). Zdálo by se tedy nejlepší dělat velká semena. Proč tedy některé rostliny dělají raději semena malá?

Jedním vysvětlením je nedostatek energie: rostliny mohou do semen v době jejich vzniku uložit vždy pouze určitou sumu zásob. Ta je sice vždy jiná (podle druhu rostliny i jejich životních podmínek), ale vždy omezená. Tato zásoba může být rozdělena buď do několika velkých semen, nebo mnoha malých (Knevel, 2005). Obojí nese své výhody a některé druhy prostě raději spoléhají na množství.

Další předností malých semen je, že se snadněji šíří abiotickými vektory. Takové spory kapradin jsou téměř všudypřítomné, protože díky své malé hmotnosti jsou schopny se ve vzdušných proudech udržet velmi dlouhou dobu (Vittoz1 & Engler, 2007).

Dalším faktorem je predace. Predátoři si přirozeně raději vybírají velká semena, která mají dostatek výživných látek a tudíž predátora nasytí s vynaložením menšího úsilí na hledání potravy. Velká semena jsou tedy predací ohrožena spíše, než malá (Rees, 1996; Reader, 1993). Navíc představují pro rostlinu větší investici, tudíž i potenciálně větší ztrátu v případě zkonzumování semene.

A mohli bychom jmenovat další faktory, jako třeba náročnost na tvorbu podpůrných orgánů u velkých a těžkých semen atd., ale to už by bylo zabíhání do přílišných detailů.

Jak tedy velikost semen měříme?

Jako biomasu; a biomasu semen změříme zcela jednoduše jako hmotnost. Toto krásně jednoduché prohlášení se nám ovšem začne rozpadat ve chvíli, kdy si uvědomíme, jak malá je hmotnost semen a jaké procento v nich tvoří voda. Samozřejmě je možné semena před zvážením sušit, ale to zase ovlivňuje klíčení, takže tuto možnost nemůžeme použít vždy.

Druhou a asi ještě podstatnější otázkou však je, co vlastně vážit – zda pouze semeno jako takové či plod nebo celou část rostliny sloužící k šíření (dispersuli). Na tuto otázku nelze odpovědět jednoznačně, protože vždy vlastně získáváme jinou informaci. Vážíme-li holá semena, získáváme údaj o zásobní kapacitě semene. Měříme-li hmotnost celé dispersule, zjišťujeme parametr důležitý pro schopnost šíření semen (Knevel, 2005).

3.1.B: TVAR SEMENE

Dalším – a ještě méně jednoznačným – faktorem je tvar semen.

Některé povrchové struktury na svůj účel ukazují jasně: např. chmýr a křídla pro let nebo háčky na uchycení na srsti zvěře. Ale i u semen, které žádné takovéto struktury nevytváří, může být tvar semena podstatný.

Jak ukazují Harper et al. (in Begon et al., 1997), některé tvary mohou být přizpůsobením různé zrnitosti půdy. Jiné díky tvaru mohou kupříkladu lépe či hůře propadávat drnem, nasávat vodu...

Tato problematika zahrnuje tak širokou škálu vlivů, že je téměř nemožné ji zkoumat jako celek: tedy hledat obecnou metodu měření tvaru semen, aby šla uplatnit v širokém mezidruhovém záběru.

Parametr navrhovaný projektem Leda (Knevel, 2005) sice takovou veličinou je, ale jeho význam je dosti nejasný. Jde o měření tří na sebe kolmých rozměrů – tj, jednotlivě délky, šířky a výšky semen – následně každý zvlášť dělený délkou semene (výsledkem je tedy trojice čísel, kde první číslo je vždy jednička). Tento způsob zachytí rozdíly v základním tvaru, ale problém nastává u semen se specifickými výrůstky a povrchovými strukturami. Ty pak do měření nezahrnujeme a musíme je postihnout jinými parametry. Třeba právě tak, že na ně budeme pohlížet jako na přizpůsobení k nějakému způsobu šíření.

3.2: Mechanismy šíření semen

Máme tedy popsané zralé semeno, které se právě uvolňuje z mateřské rostliny. Jaké má vlastně taková rostlina možnosti, když chce odtransportovat svá semena do nějaké vzdálenosti? A jak daleko jsou semena schopna se dostat? Tím se budeme zabývat v této kapitole. Nejprve se budu věnovat vzdálenosti jako takové a v dalších podkapitolkách pak jednotlivým způsobům přenosu semen a metodami, jak je zkoumat.

3.2.A: ŠÍŘENÍ SEMEN V PROSTORU

3.2.A.a: přehled mechanismů šíření

Pánové Vittoz a Engler (Vittoz & Engler, 2007) vypracovali na základě již známých údajů z databází a jiných studií o šíření druhů rostlin střední Evropy a Švýcarska tabulku, ukazující vzdálenost dopadu semen při jednotlivých druzích šíření (Tabulka 1).

Tabulka 1: Mechanismy šíření semen (Vittoz1 & Engler, 2007)

Do tabulky je zapracován pouze 80tý percentil dostupných dat, takže příliš odlehlé hodnoty (rekordy ve vzdálenostech) v ní nejsou zahrnuty. Sloupec 50% uvádí vzdálenost, do které dopadne 50% procent semen, sloupec 99% vzdálenost, kterou pravděpodobně nepřekoná více jak 1% semen. Vzdálenost je uvedena v metrech

typ	50%	99%	Způsob a charakteristika šíření
1	0,1	1	<p><u>Blastochorie</u> (autochorie „nesení tělem“) Spočívá ve snaze stonku, nesoucím budoucí semeno, dorůst co nejdál od „centra“ mateřské rostliny.</p> <p><u>Boleochorie</u> (anemochorie) Vytřásání semen z plodů přirostlým na dlouhé stopce. Platí pro druhy do 30cm výšky uvolňujícího se plodu nad povrchem půdy.</p> <p><u>Ombrochorie</u> (hydrochorie) Spočívá ve využití energie dopadu dešťové kapky k vystřelení semene.</p>
2	1	5	<p><u>Ballochorie</u> (autochorie) Vystřelování semen puknutím plodu (lusku, tobolky...).</p> <p><u>Cystometeorochorie</u> (anemochorie) „Balónový let“ drobných semen s úmyslně zvětšeným povrchem.</p> <p><u>Chamaeochorie</u> (anemochorie) Koulení semen hnaných větrem po povrchu. Platí pro plody v travních společenstvech.</p> <p><u>Boleochorie</u> (anemochorie) Pro druhy se semeny dozrávajícími výše než 30 cm nad povrchem půdy.</p>
3	2	15	<p><u>Pterometeorochorie</u> (anemochorie) Let okřídlených semen u bylin.</p> <p><u>Myrmecochorie</u> (zoochorie) Přenášení a ožírání semen mravenci.</p> <p><u>Cystometeorochorie</u> (anemochorie) „Balónový let“ drobných semen s úmyslně zvětšeným povrchem u kapradin, Orchidaceae, Pyrolaceae a Orobanchaceae v lesních porostech.</p> <p><u>Trichometeorochorie</u> (anemochorie) Let pomocí chmýru v lese nebo s málo účinným chmýrem.</p> <p><u>Epizoochorie</u> (zoochorie) Šíření po uchycení se na povrchu malých savců.</p>
4	40	150	<p><u>Chamaeochorie</u> (anemochorie) Koulení semen hnaných větrem po povrchu pro semena uzavřená v suchém květenství, nebo hnaná po sněhu.</p> <p><u>Pterometeorochorie</u> (anemochorie) Let okřídlených semen u stromů.</p> <p><u>Dyszoochorie</u> (zoochorie) Přenášení semen živočichy v rámci vytváření zásob potravy. Platí pro semena, ze kterých nejsou tvořeny zásoby a která jsou přenášena drobnými živočichy.</p>
5	10	500	<p><u>Trichometeorochorie</u> (anemochorie) Let semen s kvalitním chmýrem v otevřené krajině.</p> <p><u>Cystometeorochorie</u> (anemochorie) „Balónový let“ drobných semen s úmyslně zvětšeným povrchem u kapradí, Orchidaceae, Pyrolaceae a Orobanchaceae v otevřené krajině.</p>
6	400	1500	<p><u>Dyszoochorie</u> (zoochorie) Přenášení semen živočichy v rámci vytváření zásob potravy u semen cíleně sbíraných velkými zvířaty.</p> <p><u>Endozoochorie</u> (zoochorie) Šíření spočívá v sežrání plodu a jeho</p>

			následném průchodu trávicím traktem živočicha. Platí u semen konzumovaných ptáky a velkými obratlovci. <u>Epizoochorie</u> (zoochorie) Roznos na povrchu velkých pohyblivých zvířat.
7	500	5000	<u>Agochorie</u> (anthropochorie) Neúmyslný přenos semen člověkem např. na kolech aut, botách...

Celou věc samozřejmě značně komplikuje fakt, že většina druhů nepoužívá pouze jedinou strategii (Vittoz & Engler, 2007). Ta hlavní se dá často odhadnout z morfologie semene/plodu, ale může se též značně měnit, například v závislosti na podmínkách prostředí, v průběhu konkrétní sezóny nebo prostě tím, co všechno je schopno se stát dispersulí.

A samozřejmě nikdy nesmíme zapomínat ani na prvek náhody, kdy je semeno přeneseno zcela nepravděpodobným způsobem (v bahně na nohou tažného ptáka, v batohu turisty...).

Složitost tohoto problému může hezky ilustrovat studie provedená na druhu *Mimosa pigra*, který je invazním druhem v severní Austrálii (Lonsdale, 1993). Zde je ukázáno, jak se modelová rychlost šíření, založená na základě dat ze semenných pastí (sledujících anemochorní šíření), může až čtyřnásobně lišit od skutečné, vypočítané na základě mapování rozšíření za pomoci leteckých fotografií. V tomto článku je takto zanedbaným faktorem patrně roznos semen po proudu řek.

Podobně, jak ukazuje jiná studie (Seiwa et al., 2008) pracující se dvěma druhy rodu *Salix* (vrba), může jedna struktura usnadňovat více typů šíření. Zde jde o „bavlněná“ vlákna na semenech, která umožňují nejen plachtění ve větru, ale i plavání na hladině vody. Navíc při anemochorním způsobu šíření patrně reagují na vlhkost v půdě, na kterou dopadají, a ovlivňují tak sekundární redistribuci semena a tím výběr budoucí lokality pro semeno.

Hezkou ukázkou je též studie pana Marushia (Marushia & Holt, 2006), kde je jasně ukázáno, jak dramatický vliv může mít již na pouhé šíření semen vegetační kryt. Podle těchto výsledků je vzdálenost doletu semen na obnaženém zoraném poli dvojnásobná, ve srovnání s doletem v zapojené louce. A to tyto výsledky nezahrnují ztráty semen, které vůbec nepropadnou vegetačním krytem na půdu, nebo semenáčky zahubené konkurencí vzrostlých bylin.

Doteď jsme se ale zabývali vždy pouze výsledky: jak daleko se semena dostanou, jaké je výsledné rozšíření druhu... Jak ale tyto údaje získáváme? To se pokusíme popsat

v následujících kapitolách, kde se budeme podrobněji zabývat jednotlivými způsoby šíření a metodami, jak je sledovat.

Přeskočíme jednotlivé způsoby autochorie, kterými rostlina nemá šanci dostat semena do příliš velké vzdálenosti (Vittoz1 & Engler, 2007), a začneme rovnou způsoby, ve kterých rostlina využívá své životní prostředí k šíření svých semen. Nejprve se podíváme na vektory abiotické (vítr, voda), později na vektory živočišné a člověka.

3.2.A.b: Anemochorie neboli šíření větrem

Pro šíření větrem je zásadní schopnost semen udržet se ve vzdušných proudech. Rostliny za tímto účelem vytváří různé nadnášející struktury na povrchu semen: od nepravidelného zvětšování povrchu, až po křídla a chmýřité padáčky. Dalším faktorem je pak hmotnost semene a výška rostliny, ze které se uvolňují. Lehká semena totiž samozřejmě k udržení ve vzduchu potřebují mnohem menší sílu a semena padající z větší výšky mají větší šanci, že budou zachycena větrem a odnesena pryč (Vittoz1 & Engler, 2007).

Pro účely modelů anemochorního šíření bývá schopnost semen udržet se ve vzdušném sloupci popisována pomocí charakteristiky zvané „terminal velocity“. Jedná se v podstatě o dobu, kterou semenu trvá uletět určitou dráhu volným pádem. Před počátkem měření je třeba rychlost nechat ustálit, proto se semeno nechává padat delší úsek a čas se měří až v jeho druhé půlce. (Např. Ledenberger (Landenberger et al., 2007) použil dráhu 2 m, přičemž před začátkem měření semeno padalo ještě 2 m volným pádem, aby se rychlost ustálila.) Výsledkem je vlastně rychlost volného pádu rozmnožovací částice.

Tento údaj nám mnoho nepomůže při zjišťování skutečné dráhy doletu semen, ale může být velmi užitečný pro mezidruhové srovnávání, neboť se dá snadno zjistit ve standardizovaných podmínkách i pro různé typy semen.

Jak je ale možné sledovat šíření semen větrem přímo v krajině?

Jedním ze způsobů je transekt zemních semenných pastí (obvykle kruhů o ploše cca 0,25 m² s pevnými okraji a propustným dnem – obvykle z umělého hedvábí). Jiným typem pastí jsou svislé lepící štítky podobné jako se používají např. na zjišťování hmyzích škůdců (Marushia & Holt, 2006).

Pastí bývají umístěny na transekty v různých vzdálenostech a v různých směrech podle charakteru zdrojové populace a okolní krajiny. V podstatě existují dvě možnosti umístění pastí: pro monitorování lineární zdrojové populace a pro monitorování bodové populace.

S lineární zdrojovou populací pracuje např. pan Landenberger (Landenberger et al., 2007) při studiu šíření vrb. V této studii bylo použito 11 pruhů (transektů), které byly umístěny rovnoběžně se zdrojovou populací. Na každém pak bylo 5 náhodně umístěných pastí. Transekty byly od sebe vzdáleny 10 m.

S bodovou zdrojovou populací pracují např. autoři článku o modelování větrného šíření na případu vřesu a vřesovce (Bullock & Clarke, 2000). Používají 8 „hvězdicově uspořádaných“ transektů, kde vzdálenosti pastí postupně rostou se vzdáleností od zdroje. Zároveň rostou počty pastí, aby kompenzovaly zvětšující se „obvod kruhu“ a tím rostoucí plochu sbírané oblasti a zachovaly tak intenzitu sběru na jednotku plochy.

Problémem je, že nikde v okolí nesmí být další zdroje diaspor, aby pokus nezkreslovaly. V ideálním případě tedy potřebujeme nalézt zcela izolovanou populaci. Pokud se nám to nepodaří, zajistíme si její izolaci uměle buď vytrháním okolních plodných jedinců (Landenberger et al., 2007) nebo přenesením dospělce do zcela nové lokality (Bullock & Clarke, 2000). První možnost se často uplatňuje u invazních druhů, kde se na ničení dospělých jedinců pohlíží spíše jako na záslužný čin, než vandalismus. Nelze jej však použít u druhů chráněných. Druhá možnost s sebou zase nese nebezpečí zavlečení druhu na novou lokalitu a následného rozšíření zde, které může ohrozit druhy původní.

3.2.A.c: Hydrochorie neboli šíření vodou

Voda může být nejen dispersním vektorem, ale je vždy jedním z faktorů nutných pro klíčení semene. Bez vody semena nevyklíčí, proto je pobyt ve vodě či určité vlhkosti často zásadním faktorem pro prolomení dormance a iniciaci klíčení. To ukazuje ve své studii např. I. Kowarik (Kowarik & Säumel, 2008). V tomto článku je ukázáno, že semena, která strávila tři dny plaváním na vodní hladině mají o polovinu vyšší klíčivost, než kontrolní vzorek, který do styku s vodou nepřišel dříve, než na klíčící misce. Po dvaceti dnech plavání však klíčivost již znovu klesá zhruba na polovinu oproti kontrole.

Pro šíření vodou je kritická schopnost semen udržet se na hladině – plavat. Obvykle bývá sledována v laboratorních podmínkách jednoduchým sypáním semen na hladinu vody v nádobě a měřením, jak dlouho trvá, než se všechna semena potopí (např. Johansson et al., 1996). Výhodou této metody je snadná srovnatelnost výsledků pro různé druhy, stejně jako nenáročnost na materiálové a technické zajištění. Problémem je, že mezi splýváním na klidné hladině a plaváním v rozvlněném proudu potoka může být značný rozdíl. Proto bývá někdy

použita třepačka, která vytváří stálé chvění hladiny a alespoň částečně tedy simuluje vlnky na hladině přírodní proudící vody. Navíc nám metoda podobně jako terminal velocity vlastně neudává žádnou skutečnou vzdálenost, kterou jsou semena schopna urazit.

Proto sledujeme-li hydrochorní šíření konkrétního druhu, je lepší sledovat semena přímo v terénu.

Na tekoucí vodě bylo uděláno mnoho studií. Většina z nich je založena na nějakém druhu semenných pastí, které zde mívají nejčastěji podobu „kbelíků“ se dnem nahrazeným drátěnou nebo látkovou sítí, opatřených plováky a přivázaných na delších úvazech ke břehům tak, aby mohly reagovat na výkyvy hladiny (např. Craddock & Huenneke, 1997). Problém se směrem šíření zde zcela odpadá a je třeba pouze zajistit izolovanost zdrojové populace.

Trochu jiným prostředím je klidná hladina vodních nádrží. Zde je sice menší riziko potopení semene, ale není tu žádný jasný proud, který by semena někam unášel. Aby měla šanci dostat se alespoň někam, je zásadní, aby se na hladině udržela co nejdéle. Jednou z prací, která potvrzuje tento fakt je např. Nilsson et al., 2002.

Zcela jinou kapitolou je voda atmosférická ve formě vzdušné vlhkosti a voda srážková. Obě mohou mít zvláště v suchých oblastech značný vliv již na uvolňování semen z rostliny, jak ukazuje Pizo & Morellato, 2002. A to jak působením speciálních pletiv, která zapřičiňují pukání plodů, tak přímým využitím energie dopadu vodní kapky k „odstřelení“ semene.

Navíc srážková voda může stékat po povrchu půdy a roznášet takto semena. Studovat roznos semen prudkými lijáky je však poměrně složité, díky malé předpovědatelnosti tohoto vektoru. Proto se o této problematice relativně málo ví.

Neměli bychom zde zapomínat ani na možnost vegetativního šíření za pomoci větviček a úlomků oddenků plovoucích na hladině a jejich následného zakořenění (Kowarik & Säumel, 2008). Vegetativnímu množení však bude věnována samostatná kapitola.

3.2.A.d: Zoochorie neboli šíření za pomoci zvířat

Budeme-li na zvířata pohlížet jako na vektor šíření semen, musíme rozlišit několik případů: exozoochorii, endozoochorii a dyszoochorii. Každý způsob šíření má pak své vlastní přizpůsobení z pohledu semen a tudíž i vlastní metodiku výzkumu z pohledu vědce.

V případě exozoochorie (= epizoochorie, šíření na povrchu zvěře) existuje mnoho tvarových přizpůsobení pro uchycení semen/plodů na srsti zvířete. Některé studie se zabývají

přímo těmito útvary a jejich mechanickými vlastnostmi (Gorb & Gorb, 2002). Jiné se věnují přilnavosti semen bez většího důrazu na jejich tvar (Schmidt et al., 2004).

Studie zkoumající přilnavost se buď opírají o experimentální zachycování semen a předem daném povrchu (textilie, kožešina...) (Knevel, 2005), nebo hledají semena na zvěři ulovené během honů (Schmidt et al., 2004). Oba způsoby mají své výhody i nevýhody. Hlavní nevýhodou jsou v prvním případě zcela umělé podmínky zachytávání semen, v druhém nepříliš prozkoumané zdroje semen.

Ideální studii vyhýbající se oběma hlavním problémům předchozích postupů může reprezentovat Carter, 1993. Zde člověk (jakožto vektor šíření) přímo prochází předem známou zdrojovou populací plodících rostlin a následně jsou na jeho oblečení počítána zachycená semena po různých odejitých vzdálenostech. Problém však je, že tato metoda vyžaduje přímou spolupráci experimentálního „vektoru šíření“. Ta se dá snadno zajistit u člověka a s menšími obtížemi i u domácích zvířat, mnohem hůře však již u zvěře divoké.

Velmi studovaným mechanismem je endozoochorie (šíření uvnitř trávicího traktu), kde - obzvláště v tropech - existuje mnoho úzce druhově specifických vazeb. Jedná se především o druhy rostlin s dužnatými plody, kde je v mnoha případech též prokázáno přerušení dormance při průchodu semena trávicím traktem. Jednou z ukázek může být Figueira et al., 1994, kde semena kaktusu *Melocactus violaceus* klíčí až po průchodu trávicím traktem ještěra *Tropidurus tarquatus*. V české krajině je podobně známa třeba stimulace klíčení semen hlohu průchodem trávicím traktem ptáků (přednáška Botanika cévnatých rostlin, Hrouda L., PřfUK).

Mnohem méně studií se zaměřuje na možnost šíření bylin velkými herbivory. Jedna mnou nalezená studie (Schmidt et al., 2004) však ukazuje až 60 běžných druhů rostlin, které se podařilo nechat vyklíčit z jeleního a kančího trusu. Napovídá tak, že tuto možnost bychom neměli opomíjet a to zvláště u druhů s drobnými, odolnými semeny.

Při prostém klíčení semen obsažených v trusu nám však chybí údaj o celkovém množství a druhovém složení zkonsumovaných semen. Tomu by se dalo teoreticky vyhnout např. u užitkových druhů, chovaných na ohrazených pastvinách, kde se dá teoreticky pořídít kompletní soupis plodících rostlin. Ne vždy je však podobný přístup možný. Proto je možné též simulovat průchod trávicím traktem v laboratoři. Semena se jednoduše nejprve lehce mechanicky nadrtí a následně se na ně působí chemickými látkami a teplotami odpovídajícím co nejlépe podmínkám v žaludku a střevě býložravce (Knevel, 2005).

Poslední možností je dyszoochorie. Jde o situaci, kdy semenožravý druh cíleně semena sbírá a přenáší je za účelem vytváření zásob. Ač se tento způsob rozšiřování může z pohledu rostlin zdát podivný, ukazuje se, že ztráty semen konzumací nejsou tak velké, aby nebyl pro rostliny adaptivní. Většina ptáků je totiž schopna nalézt kolem 50-75% svých skrýší, což znamená, že zhruba čtvrtina semen zůstane odnesena a ukryta. Zároveň si většina ptáků vybírá dobře zapamatovatelná místa, což v souvislém lese mohou být právě světliny, na kterých je největší šance přežití nových semenáčků (přednáška Etologie a sociobiologie, Frynta D., PřfUK).

Často však bývá těžké odhadnout, zda a co námi sledovaný druh může přenášet. Za tímto účelem se nejčastěji používají kamery snímající experimentální hromádky semen na různých umístěných mističkách. Pro drobné hlodavce bývají nádoby položeny na zemi, často různým způsobem zastřešené, pro šíření ptáky bývají nádoby naopak umístěny na vyšších tyčkách, po kterých hlodavci nevyšplhají (Abe et al., 2006).

Specifickým případem dyszoochorie je myrmekochorie, kdy semena drobných bylinných druhů přenášejí mravenci. Ti v tomto případě nekonzumují semena jako taková, ale pouze masité výrůstky na nich, takže semeno samotné nepoškodí.

Tento způsob byl pozorován např. u bik (*Luzula*), violek (*Viola*), kopytníků (*Asarum*) a vlašovičníků (*Chelidonium*) (Cain et al., 1998; přednáška Botanika cévnatých rostlin, Hrouda L., PřfUK). Na rozdíl od šíření ptáky a savci se ale jedná o přesuny na malé vzdálenosti maximálně několik metrů.

3.2.A.e: Antropochorie neboli šíření zapříčiněné člověkem

Antropochorie – neboli přenos druhů člověkem – je způsob šíření velmi specifický. Jeho hlavním rysem je, že jeho přítomnost trvá v podstatě tak krátce, že rostliny neměly šanci vynalézt vhodná přizpůsobení k němu (diskutabilní výjimkou jsou člověkem uměle vyšlechtěné druhy, které však často postrádají schopnost šíření „vlastními silami“). Druhým specifickým jsou obrovské vzdálenosti, které může druh takto překonat.

Přenos druhů člověkem může být buď náhodný, nebo úmyslný.

Úmyslně jsou přenášeny především hospodářsky významné druhy nebo druhy okrasné. O těchto přenosech často bývá (lepší či horší) záznam, či v krátkodobém horizontu alespoň možnost tuto informaci získat od místních obyvatel. V případě, že tento údaj chybí, dá se na něj často usuzovat z charakteru rostliny. Tento přenos je spojen s nebezpečím „útěku“ rostlin ze zahrad a parků a jejich následným zplaněním. Hodkinson & Thompson (Hodkinson &

Thompson, 1997) tvrdí, že až 36% invasních rostlin ve Velké Británii bylo původně přivezeno tímto způsobem.

Jinak je tomu ovšem při přenosu náhodném. Zde můžeme rozlišit několik principů přenosu:

První možností je přenos s blátem na obuvi, oděvu či pneumatice auta. Na stejném principu funguje vlastně i přenos diaspor v bahně na nohách brodivého a vodního ptactva či divoké zvěře. Na kola traktorů a holínky zemědělců se tedy můžeme z tohoto úhlu dívat pouze jako na velmi specifická kopýtka a běháky. Nejintuitivnější možností studia této možnosti přenosu nám ukazuje opět zmiňovaný Hodkinson & Thompson (Hodkinson & Thompson, 1997). Zde autoři oškrabávali bláto z pneumatik aut a získaný materiál nechával klíčit v tenké vrstvě. Získali takto jedince 37 běžných bylinných druhů. Zde však nalézáme stejné problémy jako při exozoochorii a platí i stejné závěry.

Jinou možností je sledovat rostliny primárně přizpůsobené (háčky, trny...) k exozoochorii a jejich přilnavost na oděv člověka. Tato možnost je však již též diskutována v kapitole o exozoochorii.

Druhou možností je přímý, úmyslný transport půdy, ať už jako zeminy pro užitkové druhy, nebo při stavbě. V prvním případě bývá půda často sterilizovaná za účelem odstranění plevelných druhů a případných houbových parazitů, ale ne vždy je toto pravidlem, zvláště pokud se nejedná přímo o produkty zahradnických firem. V druhém případě k odstraňování živých semen běžně nedochází, ale často se jedná o hluboké vrstvy zeminy, ve kterých stejně žádná živá semena nejsou. Pro přesun orné půdy, ve které mohou být semena přenesena snadněji, platí přísnější pravidla zacházení (Mimisterstvo zemědělství české republiky (1992).

Třetí možností je přenos plevelů s rostlinami zasazenými v květináči, či transportovanými s kořenovým balem. V tomto případě se přenosu diaspor nedá dost dobře zabránit, protože živé kořeny rostlin jsou citlivější na jakékoli zásahy než semena ukrytá v půdě. Zde se pro vytipování druhů, jež se mohou takto potenciálně rozšířit, nabízí snímkování „plevelných druhů“ ve školkách a zahradnictvích, jak ukazuje Hodkinson & Thompson (Hodkinson & Thompson, 1997).

Podobným případem je přenos plevelů jako příměsí v osivu. Zde je pro rostlinu výhodou i to, že se šíří mezi podobnými prostředími – tudíž takovými, na které je již přizpůsobena. Množství příměsí v osivu však díky moderním metodám třídění a používání herbicidů klesá.

3.2.B.: ŠÍŘENÍ SEMEN V ČASE.

Pro některé druhy však není ani tak důležitá možnost osidlování nových území jako přetrvání na stávajícím. A to ne vždy v zjevné podobě dospělého jedince, ale často i skrytě v podobě semen v půdě. Takto jsou některé druhy schopny přežít i velmi nepříznivá období. S tímto fenoménem souvisí dva úzce propojené pojmy: dormance a semenná banka. Oba si představíme v následujících odstavcích.

3.2.B.a: *Dormance*

Prvním slíbeným pojmem je dormance. Jedná se o situaci, kdy semeno nevyklíčí bez určitého vnějšího podnětu. Tento mechanismus vznikl pro přežití podmínek, které jsou tak nepříznivé, že by dospělého jedince či vznikající semenáček zahubily, ale odolné semeno je přežije. V oblastech se sezónním klimatem takto rostliny často přečkávají srážkově či teplotně nepříznivá období. Jiným důvodem může být zajištění dostatku času k dispersi.

Podnět, který ruší dormanci bývá geneticky fixován. Co jím může být? V mírném pásu je nejčastějším podnětem dlouho trvající nízká teplota v zimě. Některé druhy nevyklíčí, pokud neprojdou takzvanou vernalizací – tj. jejich semena musí strávit většinou několik týdnů v teplotách okolo pěti stupňů Celsia (Begon et al., 1997).

Jindy semena klíčí až po mechanickém narušení jejich obalů – a to buď při průchodu půdou, nebo třeba trávicím traktem u endozoochorních druhů. Jsou známy příklady, kdy semeno není schopno vyklíčit aniž by předtím prošlo trávicím traktem svého šířitele (Figueira et al., 1994). Tento mechanismus je typický především pro zoochorně roznášené dužnaté plody.

V oblastech s častými požáry některá semena klíčí až po vystavení kouři, který pro ně indikuje průchod požáru. Tím zamezují zničení celé populace ohněm a zároveň mají dobrou startovní pozici v ranné sukcesi těsně po požáru (Crosti et al., 2006).

Jiným mechanismem je takzvaná morfologická dormance. Jedná se o situaci, kdy je ve zralém semeni příliš malé embryo neschopné klíčení a musí se nejprve dovyvinout. Tento způsob je typický například pro čeled' *Apiaceae* (Baskin et al, 1992).

Některé podněty však nemusí být tak zřetelné a mohou působit na různá semena různě i v rámci jednoho druhu. To ukazuje např. Galloway (Galloway, 2002). Autor sbíral semena druhu *Campanula americana* na počátku plodné sezony a na jejím konci. Obě sady pak nechal klíčit. Ukázalo se, že zatímco v laboratoři „raná“ a „pozdní“ semena nevykazují žádné rozdíly v časování klíčení, v terénních pokusech „pozdní“ semena vyklíčila až na jaře, zatímco „raná“ už na podzim.

Jak to tedy je? Proč některá semena klíčí okamžitě a jiná vyčkávají? Dají se vysledovat nějaké trendy mezi rostlinnými druhy?

Pan Rees (Rees, 1996) srovnával rostliny ze dvou velkých databází a zjistil, že:

1) Druhy, které spoléhají na přežívání dospělců či vegetativní množení, nemívají dormanci semen.

2) Dormance klesá se schopností dálkového šíření. To lze vysvětlit tím, že u rostlin, kde většina diaspor zůstane pod mateřskou rostlinou se vyplatí, aby část semen počkala, až mateřský jedinec odumře, a tak uvolní místo.

3) Těžká velká semena si mohou dovolit vyklíčit i v méně příznivých podmínkách. Proto velká semena mívají nižší dormanci. Zároveň velká semena jsou preferována predátory, takže je nebezpečné je nechávat dlouho čekat.

(Dle Rees, 1996)

V souvislosti s dormancí můžeme studovat přímo jednotlivé faktory, které ji ukončují a navozují klíčení rostlin. To bývá prováděno obvykle klíčovými pokusy ve standardizovaných podmínkách v klimaboxech, při kterých se manipuluje s jednotlivými faktory, nebo se uplatňuje nějaká předchozí péče o semena. Příklady některých takovýchto možností vycházejí z předchozích studií ukazujících vliv jednotlivých faktorů a jejich úplný výčet zde prakticky není možný.

Druhou možností je sledovat dormanci jako fenomén spjatý se semennou bankou. To bude ukázáno v následující podkapitole.

3.2.B.b: Semenná banka

Druhým pojmem je tzv. semenná banka. Tímto výrazem označujeme soubor veškerých živých semen v půdě. Takovéto semeno může být buď fyziologicky dormantní nebo prostě jen čekat na příhodnější podmínky pro klíčení. Druhý případ nastává například v hlubších vrstvách půdy, kde by semenáček nebyl schopen prorůst na povrch a začít asimilovat dříve, než by se zcela vyčerpал (faktorem řídícím takto vyvolanou dormanci je patrně světlo respektive UV záření (přednáška Fyzilogie rostlin. Pavlová L., PřfUK). Podobně může klíčení inhibovat i sucho.

Žádné semeno však nedokáže čekat donekonečna. Proto podle délky trvání rozlišujeme tři druhy semenných bank:

1) Přechodnou (transientní), kdy semena v půdě nepřežijí déle jak rok a snaží se vlastně okamžitě vyklíčit. Pokud se jim to nezdaří, rozloží se.

2) Krátkodobou, kdy semena vytrvávají klíživá 2-5 let.

3) Dlouhodobou, kdy semena vytrvávají déle jak pět let.

(Dle Knevel, 2005)

Samozřejmě vždy záleží na podmínkách v půdě, ve kterých semena zůstávají. S hloubkou se totiž v půdě mění nejen faktory abiotické, ale především – a mnohem rychleji – faktory biotické.

Jak můžeme semennou banku studovat? V podstatě existují dva přístupy: sběr půdních vzorků a zakopávání semen.

V prvním případě zjišťujeme, jaké druhy semen jsou přítomny ve kterých vrstvách půdy a jejich početnost zde. V praxi to vypadá tak, že se kovovými válečky o různém průměru odebírá vzorek půdy, který se následně rozdělí podle hloubky a nechá se klíčit v tenké vrstvě půdy. Vyklíčené semenáčky se pak spočítají a určí (Tsuyuzaki & Kanda, 1996).

Takto můžeme rozlišit druhy, jejichž semena jsou na lokalitě přítomna, ale přesto nad zemí nenacházíme žádné rostliny tohoto druhu. Tyto druhy musí tvořit minimálně krátkodobou semennou banku. Máme-li k dispozici starší fytoecologické snímky dané oblasti, můžeme zjistit i poslední zaznamenaný výskyt druhu a podle něj pak odhadnout délku přežití semen v půdě. Problémem však je, že bychom museli vyloučit migraci semen z okolních porostů. Podobně se dají nalézt i druhy, jejichž semena v půdě prakticky nenajdeme, ani když hledáme přímo v porostu těchto rostlin. Takové druhy mají pouze přechodnou semennou banku (Knevel, 2005).

Složení této banky (a klíživosti semen v ní) se během roku většinou značně liší a pro ucelený obrázek je nutné sbírat vzorky několikrát během sezóny (Krinke et al., 2005).

Jedním z dalších problémů tohoto postupu je častá absence dostatečně častého snímkování a též možnost migrace semen, či prostě přehlédnutí druhu při snímkování.

V druhém případě můžeme semena přímo experimentálně zakopat a pak v různých časových intervalech vykopávat a sledovat proměny klíživosti.

Většinou se za tímto účelem používají sáčky z nylonové tkaniny, která se v půdě nerozloží. Výhodou je, že známe stáří semen. Problémem, že sáčky mohou modifikovat různé podmínky, včetně např. zamezení predace. I hloubka zakopání semen může mít značný a těžko odhadnutelný vliv. Ani zacházení se semeny před zakopáním nemusí být bez vlivu na klíživost a tento faktor je též těžké odhadnout.

3.3.: Rizika klíčení semenáčků.

Když už je ale dormance odstraněna, začínají semena klíčit. Teprve nyní vlastně nastává nejrizikovější část celé disperse – a to vyklíčení semene a uchycení semenáčku (Jongejans et al., 2005). V této fázi přistupuje tolik různých faktorů, že téměř přestává být možno je nějak odděleně podchytit a prvek náhody nám ve výzkumu prudce stoupá.

V této kapitole se pokusím shrnout alespoň některá nebezpečí, kterým musí rostoucí semenáček čelit a především shrnout možnosti, jak klíčení sledovat. Začnu metodami sledujícími klíčení jako samostatný proces, od kterých se postupně přeneseme k technikám sledujícím vývoj semenáčků.

3.3.A: KLÍČIVOST SAMA O SOBĚ

Za účelem sledování klíčovosti používáme většinou výsevové pokusy. Ty můžeme provádět buď přímo v terénu, nebo v umělých podmínkách laboratoře.

V terénu se tedy často používají výsevové pokusy přímo „in situ“ či s různými předchozími úpravami terénu (rozvolnění drnu, posečení porostu atd.). Postup spočívá v přidání předem známého počtu diaspor na zkoumanou plochu a následném porovnání počtu vzešlých semenáčků s plochou, kam semena dodána nebyla (např. Jongejans et al., 2005). Zde na rostlinku působí všechny přirozené faktory a my se nemusíme obávat, že bychom nějaké opomněli do soustavy přidat.

Největší obtíží studie je přidat „správný“ počet semen. Přidáme-li jich totiž moc, budou se vznikající semenáčky vzájemně utlačovat což povede k jejich zvýšené mortalitě. Navíc může vysoká koncentrace semen přilákat semenné predátory, kteří selektivně vyžerou semena právě z této lokality (Begon et al., 1997). Naopak přidáme-li semen málo, může nám na kontrolní ploše náhodně vyklíčit více semen, než v ploše oseté. Způsobem, jak těmto potížím předejít, je sít semena na několik ploch v různých hustotách a sledovat vztah mezi hustotou výsevu a pravděpodobností uchycení semenáčku a určit tak ideální hustotu výsevu experimentálně (pro každý druh zvlášť).

Co ale máme dělat, pokud chceme zkoumat nároky klíčících rostlinek na jednotlivé faktory prostředí? Obvykle nám nezbude, než vzít semena do laboratoře. Zde je však simulování přirozených podmínek již mnohem těžší, ne-li nemožné.

Většina pokusů, kdy jsou srovnávány různé parametry klíčení, bývá jednoduše prováděna na filtračních papírech v Petriho miskách uzavřených v klimaboxu s nastavitelnou teplotou a délkou světelné fáze dne (např.: Moravcová et al., 2006; Galloway, 2002; Hidayati et al., 2001). Hlavním důvodem je snadná definovatelnost prostředí a tím opakovatelnost pokusu.

Výhodou je však též to, že zde můžeme jednoduše manipulovat jedním zvoleným faktorem prostředí, zatímco ostatní zůstávají konstantní. Můžeme tak zjišťovat třeba teplotní optimum klíčení jednotlivých druhů, či reakci na jednotlivé chemické látky dodávané do souboru.

Jak ale ukazuje např. Galloway (Galloway, 2002), laboratorní a terénní výsev může ukazovat různé výsledky i při stejném předchozím zacházení se semeny. Autor porovnával rychlost klíčení semen z rostlin, které odkvetly a odplodily brzy během sezóny, oproti těm, které plodily později. Zde se ukázalo, že zatímco v laboratoři „ranná“ a „pozdní“ semena druhu *Campanula americana* nevykazují žádné rozdíly v časování klíčení, v terénních pokusech „pozdní“ semena vyklíčila až na jaře, zatímco „ranná“ už na podzim. Podobně pak „ozimé“ rostlinky vykvetly hned v další sezóně, zatímco rostlinky, které vyklíčily až na jaře, se chovaly jako dvouletky.

Jiné studie (Harper et al., 1965 in Begon et al., 1997) vyzdvihují například vliv zrnitosti substrátu. Tato studie nás varuje před unáhlenými závěry o malé klíčivosti semen vycházejících z pokusů např. na filtračním papíru. Ukazuje se, že v závislosti na tvaru semene klíčí druhy na různě zrnitých substrátech - v tomto případě byly studovány dva druhy sveřepů (*Bromus*).

Potřebujeme-li tedy zkoumat nějakou konkrétní oblast, je lépe přistoupit k výsevu přímo v terénu. Zde sice těžko odhadujeme podmínky působící na rostliny, ale zase si můžeme být jisti, že nezapomeneme na rostliny nechat působit některý z důležitých faktorů. Zkoumáme-li naopak podmínky klíčení, je výhodnější pracovat v laboratoři a mít jistotu, že ostatní faktory, se kterými zrovna nepracujeme, zůstávají konstantní pro všechny pokusy.

3.3.B: PŘEŽÍVÁNÍ KLÍČNÍCH ROSTLINEK A SEMENÁČKŮ

Nejintuitivnější metodou sledování přežívání semenáčků je vyhledání a zaznačení již vzešlých semenáčků v terénu a sledování jejich přežívání (Begon et al., 1997, Rey & Alcantara, 2000). Nebezpečím je zde poškození semenáčků při značení a tím ovlivnění výsledků. Krom toho se může vyskytnout problém jak s vyhledáváním semenáčků, tak s případným určováním příčiny jejich úmrtnosti.

Další možností jsou terénní výsevy stejné jako u sledování klíčivosti, ale sledující experimentální plošky v pozdější fázi, kdy semena již vyklíčila a sledujeme počty různě starých semenáčků.

Co vlastně způsobuje tak vysokou úmrtnost semenáčků? Nejčastější příčinou smrti semenáčku v článku o *Olea europea* (Rey & Alcantara, 2000), který je podrobněji popsán později, bylo sucho (v 70% případů). Tato studie se však odehrávala ve středomořském suchém letním klimatu a navíc v oblasti s řídkým vegetačním krytem. V jiných oblastech tomu tedy může být jinak. Např. učebnice ekologie pana Begona vyzdvihuje vliv herbivorie, který může být u drobných rostlinek s malými zásobami a tudíž omezenou regenerační schopností často letální (Begon et al., 1997). Další možností je napadení patogeny v době, kdy ještě nejsou plně vyvinuty obranné mechanismy, či prostě kompetiční vyloučení okolními rostlinami v důsledku přílišné hustoty porostu (Begon et al., 1997).

3.4.: Realizované dálkové šíření

Jak je tedy vidět, oddělit klíčivost semen a přežívání semenáčků je v praxi téměř nemožné. Podobně bývá celá problematika studována logicky v souvislosti se šířením semen. Několik takových možností ukáží v následujících odstavcích.

Práce pana Reye (Rey & Alcantara, 2000) ukazuje tuto problematiku na příkladě keře *Olea europea*, který produkuje dužnatá semena roznášená ptáky. 35% semen bylo takto rozneseno a z nich pouze 27% vyklíčilo. Nejkritičtější se však ukázalo přežití prvního roku, které se úspěšně zdařilo pouze 9% ze všech vzniklých semenáčků. Do dalšího roku pak přežívá již 63% mladých rostlinek.

Tím se zároveň ukazuje, že ani tak nezáleží na tom, kolik semen kam dopadne, ale zda zde najdou vhodné podmínky k růstu. V tomto pokusu autoři též studovali prostorové rozmístění přenesených semen a rozmístění výsledných semenáčků. Ukázalo se, že místa, kam dopadá největší procento semen, jsou pro klíčení semenáčků relativně málo vhodná, tudíž v konečném důsledku největší koncentrace mladých jedinců vznikala v místech, kam sice ptáci zanášeli semena asi s poloviční intenzitou, ale semenáčkům se zde lépe dařilo.

Autoři této studie přímo hledali semena a semenáčky v terénu. Tento postup je docela možný u druhů s velkými semeny a v relativně holé krajině. Nebo můžeme vynechat krok s hledáním semen a sledovat pouze semenáčky. Ty bývají větší a snáze naleznitelné.

Většinou se měří vzdálenost k nejbližší dospělé rostlině, protože se nedá s jistotou určit, odkud semena původně pocházela. Tato metoda je celkem dobře uplatnitelná pro dlouhověké polykarpické druhy v řídké hustotě. S úspěchem se dá používat například při sledování šíření dřevin do opuštěné krajiny (Robinson & Handel, 2000). Problém nastává, pokud je mateřských rostlin tolik, že se jejich „šířící areály“ překrývají. Pak totiž vychází vzdálenost k semenáčkům falešně krátká. Druhou limitací je schopnost nalézt jak semenáčky (musí být

dost velké), tak mateřské jedince (nesmí zahynout). Proto je uplatnění této metody pro bylinné druhy značně omezeno.

Metodou, kde problémy s terénním hledáním rodičovských jedinců a jejich potomků odpadají, je studování přímo genetické příbuznosti stávající populace. Tuto metodu je možno použít u (téměř) všech druhů rostlin. Nejsme zde vázáni ani na velikost semen, ani na vytrvalost rostlin. Jednou z hlavních nevýhod je však značná nákladnost metody.

S ohledem na technickou náročnost metody není však možno osekvenovat kompletní genom. Proto se požívají jen jeho části: nejčastěji náhodně replifikované sekvence (random amplified polymorphic DNA (RAPD), microRNA-primed fingerprinting (miRPF) či chloroplastová nebo mitochondriální DNA (cpDNA, mtDNA) (Esfeld et al., 2008; Zhi-Yong Zhang et al., 2007).

Metoda spočívá v namnožení úseku DNA a jeho následném rozdělení na jednotlivé alely pomocí gelové elektroforézy. Problému při vyhodnocování spočívá v tom, že málokdy víme předem, kolik alel máme očekávat u jednoho jedince a alely s podobnou molekulární hmotností mohou ve výsledku splývat dohromady.

U jaderné DNA vzniklá v důsledku kombinací rodičovských genů variabilita sesterských jedinců. To může komplikovat hodnocení výsledků, zvláště v případě, kdy není jasná věková struktura populace. Zjistíme vlastně pouze, které rostliny jsou si nakolik příbuzné, ale už ne, která je rodičem a která potomkem. Tím méně můžeme určit, která z rodičovských rostlin byla dárce pylu a na které se vyvinula semena.

Mimojaderná DNA u krytosemenných rostlin ukazuje příbuznost pouze v mateřské linii. To má své výhody: v první řadě jednoznačnější výstup, ale především možnost sledovat přenos pylu a semen odděleně (Zhi-Yong Zhang et al., 2007).

Tato metoda je též velmi silná v odhalování geneticky identických jedinců, a tím v identifikaci klonálně vzniklých porostů.

3.5.: Vegetativní růst

Rostliny se však nemusí zdaleka vždy spoléhat pouze na šíření pomocí semen. Většina z nich se umí množit i bez použití sexuálních orgánů. Této problematice se budeme krátce věnovat v této kapitole.

Vegetativní množení má za následek vytváření geneticky identických jedinců, čímž samozřejmě snižuje intraspecifickou variabilitu a tím plasticitu a přizpůsobivost rostlinného druhu. Zároveň se dá praktikovat pouze na krátkou vzdálenost, čímž stoupá riziko

vnitrodruhové konkurence. Zdálo by se tedy nevýhodným. Přesto přibližně 70% evropských rostlinných druhů tento způsob ve větší či menší míře využívá... (Knevel, 2005). Co je k tomu vede?

Na některé způsoby vegetativního šíření lze pohlížet jako na „přehnanou“ regenerační schopnost. Jedná se o situace, kdy je v podstatě nespecifický fragment rostliny schopen zakořenit a dát vznik novému jedinci. Tohoto faktu se běžně využívá v zahradnictví při tzv. řízkování. V přírodě je charakteristickým např. u vrb (*Salix*), které jsou běžně schopny zakořenit z ulámaných větví odnesených proudem (Kowarik & Säumel, 2008).

V některých případech se jedná o takzvané „nouzové řešení“, kdy rostlina z nějakých důvodů není schopna generativní reprodukce (krátká vegetační sezona, ztráta generativních orgánů v pokročilejším stádiu vývoje, nedostatek zásob, nepřítomnost sexuálního partnera...) a chce se rozmnožit „alespoň nějak“. Toto by mohl být případ i některých invazních druhů (např. křídlatky z rodu *Reynoutria*), které se v nové oblasti šíří převážně vegetativně a jejich semena málokdy dozrají (Pyšek et al., 2003). (Navíc křídlatka japonská (*Reynoutria japonica*) je ve střední Evropě zastoupena pouze samičími jedinci a veškerý případný pil tedy pochází z křížence obou přítomných druhů křídlatek *Reynoutria bohemica* (Bailey et al., 2009).) Vegetativní množení v důsledku nedostatku energie k tvorbě květu lze vyvolat u mnoha rostlin, včetně např. zahradního pórků (*Allium porrum*) (osobní pozorování).

Jiným případem je vzájemná podpora propojených jedinců v nepříznivých podmínkách. Vegetativní jedinci totiž často bývají oproti semenáčkům větší a většinou mohou čerpat živiny i ze zásob mateřské rostliny. Některé druhy jsou schopny udržovat dlouhodobě spojení mezi rametami a provádět redistribuci živin v celé síti ramet, tak může být podporován i mateřský jedinec od dceřiných, pokud získají nějaký nedostatkový zdroj (Janeček, 2008). Tato strategie se též často vyplácí v pozdější fázi sukcese, kdy mladé rostlinky musí překonat velkou vzdálenost, než se skrz hustý porost dostanou ke světlu (Greig, 1993).

Další variantou je vytváření trsů, či kompaktních porostů, které mohou značně modifikovat mikroklimatické podmínky a usnadnit tak růst i v prostředí, které je jinak nepříznivé.

Jisté je, že vegetativní jedinci poskytují relativně rychlý a energeticky málo náročný způsob šíření. Mnohé rostliny jsou schopny takto opanovat celé své okolí.

Jak ale vegetativní množení probíhá? Je možno jej nějak sledovat? Projekt Leda (Knevel, 2005) vyčleňuje 18 typů vegetativních rozmnožovacích strategií.

Základní rozdělení je na orgány stonkové a kořenové, přičemž platí, že na stoncích se mohou tvořit noví jedinci pouze z pupenů v uzlinách – kterých je na konkrétním úseku

rostliny vždy daný počet, zatímco na kořenech mohou vznikat kdekoli, tudíž teoreticky v neomezeném počtu.

Stonkové struktury jsou:

- 1) kořenicí horizontální lodyhy a šlahouny
- 2) „šupinaté výhonky“ (speciální typ pupenu)
- 3) hlízky a zduřeniny
- 4) sazeničky (pseudoviviparie)
- 5) úlomky stonku
- 6) pučící rostlinky (používané k očkování)
- 7) pupeny v úžlabí listů
- 8) podzemní oddenek
- 9) nadzemní oddenek
- 10) rozpadavé hlízy
- 11) stonkové hlízy
- 12) cibulky
- 13) klíčící výrůstky na poléhavých stoncích.

Kořenové struktury pak:

- 1) kořenové hlízy
- 2) kořenové výrůstky na či nad úrovní půdy
- 3) kořenové výrůstky pod zemí
- 4) dělení kořenů
- 5) adventivní pupeny na kořenech

(Klimešová in Knevel, 2005)

Jak je možné vysledovat z výčtu, je další výhodou relativně velká plasticita vegetativního množení oproti striktně danému sexuálnímu rozmnožování. Mnohé druhy dokáží používat několik způsobů množení a střídají je podle vnějších podmínek (Rauh in Knevel, 2005).

To ovšem značně komplikuje možnosti studia tohoto fenoménu. Často jediný použitelným řešením je vykopat a důkladně prohlédnout větší množství dobře vyvinutých dospělých jedinců rostlin z různých podmínek.

Ještě těžší je pak odhadnout z porostu zastoupení vegetativního a sexuálního rozmnožování. Zde mohou pomoci molekulární metody, které určí míru příbuznosti jednotlivých rostlin.

KAP 4: PARAMETRY DOSPĚLÝCH ROSTLIN A POROSTU DŮLEŽITÉ PRO ŠÍŘENÍ DRUHU

Ač se podle názvu chceme zabývat především semeny a rozmnožováním rostlin, sluší se na závěr věnovat chvilku pozornosti i dospělým jedincům. Některé charakteristiky rostlin či populací totiž souvisejí přímo či nepřímo s produkcí semen či vegetativním způsobem rozmnožování rostlin. Pokusíme se jich tu pár vyjmenovat, přičemž budu postupovat od vlastností potenciálně souvisejících s klonálním růstem k vlastnostem souvisejícím se sexuálním rozmnožováním.

4.1.: Růstová forma

Rozhodli jsme se pohybovat na střeoevropské louce, čímž můžeme mnohé růstové formy vypustit. Podle přezimujících orgánů budou všechny naše druhy spadat do kategorie hemikryptofytů (s pupeny těsně na úrovni půdy), geofytů (s podzemním zásobním orgánem), nebo therofytů (kde přezimují jen semena). Zvláště u rostlin s podzemním zásobním orgánem však musíme být opatrní a při výzkumu šíření brát v úvahu možnost skrytého vegetativního dělení.

Tento údaj získáme jednoduše z popisu rostliny (Knevel, 2005).

4.2.: Charakter porostu

S převážně vegetativním množením pak může souviset charakter porostu. Kompaktní trsy vznikají většinou klonálně. Při tvorbě souvislého porostu již není tato souvislost jednoznačná, ale je též častá. Rostliny rostoucí převážně jednotlivě klonální nebývají či tuto možnost využívají pouze jako nouzové řešení.

Tuto charakteristiku lze asi pouze popsat na základě terénního pozorování.

4.3.: Dlouhověkost rostliny

Z pohledu šíření semen by se slušelo nejprve rozlišit rostliny jednoleté (včetně ozimých), dvouleté a víceleté. Mezi víceletými pak na rostliny monokarpní a polykarpní. Tak můžeme rozlišit druhy, které musí více spoléhat na šíření (krátkověké druhy), od druhů, které spíše vytrvávají na svém stanovišti (vytrvalé druhy). Zároveň tento parametr bude jistě mít vliv na

celkovou produkci semen na stanovišti. Zabývat se touto problematikou podrobněji by však zabralo rozsah další bakalářské práce.

Životní cykly našich lučních rostlin jsou již též dostatečně prozkoumány na to, aby se daly jednoduše vyčíst z literatury.

4.4.: Výška rostliny

Dalším faktorem podstatným pro většinu mechanismů šíření semen je výška rostlinného druhu a celková stavba rostlinného těla. Semena umístěná výše nad porostem budou více vystavena vanutí větru a tudíž budou snáze zachycena vzdušnými proudy. Vyšší rostliny budou spíše nalezeny zvěří, delší stonky se více otírá o procházejícího tvora a jejich semena tak mají lepší šanci k zachycení... Oproti tomu ale též hrozí vyšší riziko poškození nedozrálého plodu, či polámaní podpůrných struktur, nehledě na vyšší energetické nároky při tvorbě delšího stonku. Přesto mnohé rostliny své plody jednoznačně vynášejí co nejvýše.

Výška rostliny v plodu bývá měřena jako vzdálenost (v cm) od dozrávajícího plodu (nejvzdálenějšího) k půdě, respektive bázi rostliny. U některých druhů se stonky začne výrazně prodlužovat až po odkvětu (což je dobře pozorovatelné např. u konikleců (*Pulsatilla pratensis*) či podbělů (*Tusilago farfarea*) (vlastní pozorování)). Proto je důležité měřit rostliny pokud možno ve stejné fázi: ideálně v době zralosti semen, těsně před odumřením lodyhy.

4.5.: Produkce semen

Velmi důležitá je pak také celková produkce semen. S ohledem na různou velikost rostlin není praktické ji počítat na jedné rostlině, ale na jednotku plochy (m²). Zde však nastává problém s tím, kolik jedinců se nám na plochu vejde. Nejčastěji bývá tato veličina počítána jako výsledek násobení počtu semen v květu (květenství) počtem květů na rostlině a teoretickým počtem jedinců při stoprocentní pokrývnosti (Knevel, 2005).

Chceme-li počítat celkovou produkci za rok, musíme si též ověřit, kolikrát za sezonu druh kvete, případně má-li období kvetení dlouhé, kolikrát se květy na rostlině „vystřídají“. Proto je užitečné sledovat dobu kvetení a dozrávání semen. Ze stejného důvodu je dobré rozlišit monokarpní a polykarpní druhy.

KAP 5.: CO SE O PROBLEMATICE VÍ?

Ptáme-li se na souvislosti mezi vlastnostmi druhů a stářím porostu, ptáme se vlastně na vztah mezi tzv. funkční biologii a sukcesním vývojem. Navrhovaná studie se bude odehrávat na opuštěných polích Slavkovského lesa, čili na vlhkých sekundárních loukách. Co se tedy o této problematice již ví?

Otázka sekundární sukcese na bývalých polích je relativně často zkoumána. Část prací se zabývá druhovým složením vegetace a střídáním druhů v jednotlivých fázích vývoje (Prach et al., 2001). Mnohé se též zaměřují na děje probíhající v půdě. Nejen vývoj množství dusíku, který reprezentuje vývoj živin obecně (např.: Compton et al., 2007; DeLuca et al., 2007; Paschke et al., 2000), ale i na vývoj mykorhízních symbióz (např.: Barni & Siniscalco, 2000) a půdních živočichů (např.: Berg & Hemerik, 2004.).

Pracím zabývajících se funkční biologii je též mnoho. Můžeme je rozdělit v podstatě do dvou skupin: ty které sledují určitou vlastnost napříč mnoha druhy (např.: Tackenberg et al., 2003) a ty, které srovnávají větší škálu vlastností pro blízké příbuzné druhy. V druhém případě bývají vlastnosti někdy vztahovány i k sukcesnímu vývoji (např.: Greig, 1993), téměř vždy se však jedná o srovnání dvojic uvnitř nějakého rodu či jinak blízké příbuzných druhů.

Jednu z mála prací, která má podobnou stavbu, jakou hodlám použít já (srovnává více charakteristik více rostlinných druhů ve vztahu k sukcesi), je dílo pánů Kehmana a Poschloda: *Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years* (Kahmen & Poschlod, 2004). Ti studovali 14 severoněmeckých trávníků v průběhu 25 let od jejich opuštění. Zjistili, že se statisticky liší jak jejich druhové složení v jednotlivých obdobích, tak sukcesní stádium. Dále pak srovnával u druhů: výšku druhu, strukturu olistění, specifickou listovou plochu, druh zásobních orgánů, způsob vegetativního množení, vytrvalost rostliny, vytrvalost semenné banky, začátek a délku kvetení a velikost semen. Ukázali, že při postupující sukcesi stoupá vzdálenost, na kterou jsou rostliny schopny šířit vegetativně, zpožďuje se začátek kvetení a prodlužuje jeho doba a ubývá druhů se středně velkými semeny.

Další podobnou prací je „Changes in species traits during succession: a search for pattern“ (Prach et al, 1997). Zde autoři zkoumali 10 let trvající vývoj bez jakýchkoli managementových zásahů na třinácti plochách v Severních Čechách. Většinou se jednalo o sukcesi primární po stavbě či těžbě, pouze na několika lokalitách probíhala sukcese sekundární – třikrát v případě opuštěného pole a jednou v případě zrušené vodní nádrže. Autoři došli k závěru, že C-životní strategie, intenzita laterálního odnožování (vegetativního

šíření), přítomnost mykorhízy, zoochorie a enamochorie a výška rostliny během desetiletého vývoje stoupají. Oproti tomu klesá přítomnost R-strategie, váha semen a tendence k tvorbě dlouhotrvající semenné banky.

První studie se odehrávala na opuštěných loukách, posledních 25 let neobhospodařovaných, druhá se zabývá především primární sukcesí bez dalšího managementu a bez větších ekosystémových specifik. Moje budoucí práce se na rozdíl od obou bude odehrávat na loukách stále sečených či pasených. Krom toho nebudu sledovat vývoj na konkrétní lokalitě po několik let, ale větší množství lokalit, ke kterým mám údaje o délce jejich vývoje, což mi umožní pracovat na mnohem hrubší časové škále a delším období vývoje. Zároveň se chci věnovat více schopnostem šíření rostlin a méně jejich vegetativním charakteristikám, neboť obě studie potvrzují, že v charakteristikách šíření druhů dochází k podstatným změnám během sukcese.

ZÁVĚR

K čemu vlastně celá tato práce směřuje? Jak již bylo řečeno v úvodu, účelem práce je navrhnout rozumný pracovní postup pro další výzkum.

Co že to konkrétně chceme zkoumat?

Pro oblast Slavkovského Lesa (Západní Čechy) máme množství fytocenologických snímků vlhkých luk a historických map. A na jejich základě máme vytipované skupiny druhů, které se vyskytují na různě starých loukách. Cílem mé budoucí práce je odhalit některé vlastnosti, které charakterizují tyto skupiny. A protože je nemožné sledovat všechny vlastnosti rostlin, zvolila jsem vlastnosti týkající se rozmnožování a šíření, které bývají relativně silně geneticky vázány (přednáška Botanika cévnatých rostlin, Hrouda L., PřFUK).

Úkolem této bakalářské práce je tedy nejen vytipovat zajímavé vlastnosti, ale především navrhnout postup, kterým budou tyto vlastnosti zjišťovány. Hodláme srovnávat větší množství druhů, proto musí být metodika jednotlivého pozorování relativně časově nenáročná a snadno opakovatelná ve standardizovaných podmínkách pro značně odlišné druhy. Které charakteristiky a metodiky tedy můžeme takto použít?

Začneme jednotlivými charakteristikami semen, konkrétně jejich přizpůsobením k rozšiřování. Za tímto účelem hodlám u všech druhů měřit terminal velocity (pro šíření větrem), schopnost uchycení se na různé povrchy (pro exozoochorii a antropochorii) a schopnost přežít v simulovaném trávicím traktu přežvýkavce (pro endozoochorii). Sledovat hydrochorii v podmínkách louky, kde není žádný trvalý vodní tok patrně nemá smysl. Přítomnost případné myrmekochorie či dyszoochorie budu patrně zjišťovat pouze z literatury. Účelem těchto charakteristik je pokusit se odhadnout jak daleko jsou semena schopna se dostat, a tudíž zda je rostlina schopna se rozšířit do nově vznikajících luk.

Další charakteristikou bude vytrvávání v semenné bance. Zde hodlám použít metodu zakopání semen. Z časových důvodů máme šanci sledovat druhy pouze 2,5 roku, čili tři zimy. Tato charakteristika by měla ukázat druhy rostlin, které tvoří pouze transientní semennou banku a tudíž nejsou schopna vytrvat na lokalitě ani v případě, že byla jako pole využívána jen krátkodobě.

Jako dodatečnou informaci hodlám sledovat typ semene a část rostliny, která obsahuje semena a opouští mateřskou rostlinu za účelem šíření. To samozřejmě bude korelovat s příbuzností rostlinných druhů, která by též měla být zaznamenána.

Dalším podstatným krokem je vyklíčení semen. Za účelem sledování klíčících schopností hodlám provádět jak zahradní výsev, který by měl ukázat rychlost růstu semenáčků ve

standardizovaných podmínkách, tak terénní výsev, který by měl vypovídat o schopnosti semenáčků přežít v zapojeném porostu.

Samozřejmě budu sledovat i hmotnost semen, která by měla korelovat s množstvím živin obsažených v semeni.

Dalším podstatným parametrem je produkce semen. Za účelem získání této veličiny hodlám počítat množství semen vznikajících v průměrném květu a zároveň množství květů, které se vyvine za sezonu na určité jednotce plochy při maximální nalezené hustotě populace. Dodatečnou informací je pak klíčivost semen v klimaboxu ukazující, kolik ze vzniklých semen je ve skutečnosti živých.

Problematickým krokem je měření vegetativního množení. Jeho přítomnost či nepřítomnost a případně význam pro rostlinu budu zjišťovat patrně z literatury a ověřovat pozorováním v terénu. Druhy bych podle této charakteristiky chtěla rozdělit na tři skupiny a to 1) druhy u kterých vegetativní množení není známo, 2) druhy, které se množí vegetativně pouze ve specifických podmínkách (okus atd.) 3) druhy, které se běžně množí vegetativně a mají za tímto účelem vyvinuté struktury. Poslední skupinu bych pak chtěla ještě rozdělit na druhy, které jsou schopny vegetativně dělat pouze kompaktní trsy, a druhy, které takto vytváří opticky oddělená individua a jsou takto schopna zarůst větší plochy v relativně krátké době.

Dodatečnou informací by měl přinést údaj o výšce rostliny za plodu, která může značně ovlivňovat šíření semen. Dále pak celková stavba rostliny (stonek s přízemní růžicí, vzpřímený olistěný stonek slabě větvený, vzpřímený stonek silně větvený ve spodní části, poléhavé a vystoupavé lodyhy), která vypovídá o využívání jednotlivých výškových pater, ale též může ukazovat na využívání některých způsobů vegetativního množení.

Máme tady hotový plán a můžeme se pustit do práce. Co však očekáváme, že nám práce, krom čiré radosti z poznání, přinese,? Máme zde skupiny druhů, které osidlují různě stará stanoviště. Proč to však je? Na to chceme odpovědět.

Pokud by tyto rozdíly byly dány pouze schopností šíření, mohl by tento výsledek mít značný význam pro ochranu některých ohrožených druhů, které by pak pro zlepšení jejich početnosti stačilo prostě jen dosívat do vznikajících luk. Takto optimistický výsledek však můžeme sotva očekávat. Pokusíme se tedy najít alespoň nějaké faktory, které tyto druhy rozčleňují do oněch skupin, a na jejich základě pak odhadnout nejkritičtější fázi životního cyklu a tudíž následně vytipovat managementové zásahy pro tyto druhy vhodné a nevhodné. Zároveň můžeme naše výsledky porovnat s dřívějšími pracemi a věřit, zda jejich závěry platí i na hrubší časové škále.

PODĚKOVÁNÍ

Na závěr celé práce se sluší poděkovat všem, kdo mi pomáhali s tvorbou této práce a bez jejichž pomoci by buď vůbec nevznikla, nebo vypadala mnohem hůře.

V první řadě musím poděkovat své školitelce Zuzce Münzbergové, která my vymyslela téma podle mých přání a celou dobu trpělivě četla mé nesouvislé výkřiky a podávala další informace a usměrňovala vývoj celé práce.

Dále pak chci poděkovat své rodině, která nejen že mi po celou dobu poskytuje materiální a především duchovní zázemí a která celou dobu tolerovala má prohlášení, že nemohu jít obědovat dřív, než dopíše kapitolu. Krom toho bych chtěla poděkovat svému otci Vojtěchu Jarošíkovi za to, že celou práci několikrát přečetl a okomentoval.

Jako dalším bych chtěla poděkovat všem těm lidem, kteří mi pomáhali s pravopisnou a stylistickou stránkou práce, učili hledat literaturu a dávali typy na další články a jinak všemožně pomáhali při psaní. Stejně tak celé skupině „dětí Slavkovského Lesa“, kteří mi jsou – a doufám, že ještě pár let budou – spolupracovníky v terénu.

Nesmím však zapomenout ani na ty, kteří mi po celou dobu „jen“ drželi palce, podporovali mě ve chvílích krize, mluvili na mě, když to bylo třeba a věčně snášeli mé omluvy za to, že teď na ně nemám čas.

Vypsat zde jména všech těch, kterým jsem vděčná za pomoc, by zabralo rozsah další bakalářské práce. Proto za ně děkuji Bohu a doufám, že jejich zásluhy nebudou opomenuty.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Abe H., Matsuki R., Ueno S., Nashimoto M., Hasegawa M. (2006)
Dispersal of *Camellia japonica* seeds by *Apodemus speciosus* revealed by maternity analysis of plants and behavioral observation of animal vectors
Ecol Res, 21:732–740
- Allison V.J., Miller R. M., Jastrow J.D., Matamala R., Zak D.R. (2005)
Changes in soil microbial community structure in a tallgrass prairie chronosequence
Soil Sci. Soc. Am. J., 69: 1412–1421
- Antos A.J, Halpern Ch.B. (1997)
Root system differences among species: Implications for early successional changes in forests of Western Oregon
American Midland Naturalist, Vol. 138, No. 1: 97-108
- Bailey J.P., Bímová K., Mandák B. (2009)
Asexual spread versus sexual reproduction and evolution in Japanese Knotweed s.l. sets the stage for the “Battle of the Clones”
Biol Invasions, 11: 1189–1203
- Barni E., Siniscalco C. (2000)
Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhiza in old-field successions of the western Italian Alps
Mycorrhiza, 10: 63–72
- Baskin C.C., Chester E.W., Baskin J.M. (1992)
Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of *Thaspium pinnatifidum* (Apiaceae)
International Journal of Plant Sciences, Vol. 153, No. 4: 565–571
- Begon M., Harper J.H., Townsened C.R. (1997)
Ekologie: jedinci, populace a společenstva
Vydavatelství University Palackého v Olomouci.
- Berg M.P., Hemerik L. (2004)
Secondary succession of terrestrial isopod, centipede, and millipede communities in grasslands under restoration
Biol Fertil Soils, 40: 163–170
- Bullock J.M., Clarke R.T. (2000)
Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve
Oecologia, 124: 506–521
- Cain M.L., Damman H., Muir A. (1998)
Seed dispersal and the holocene migration of woodland herbs
Ecological Monographs, Vol. 68, No. 3: 325–347
- Carter R. (1993)
Animal dispersal of the North American sedge, *Cyperus plukenetii* (Cyperaceae)

American Midland Naturalist, Vol. 129, No. 2: 352–356

- Compton J.E., Hooker T.D., Perakis S.S. (2007)
Ecosystem N distribution and $d^{15}N$ during a century of forest regrowth after agricultural abandonment
Ecosystems, 10: 1197–1208
- Craddock Ch.L., Huenneke L.F. (1997)
Aquatic seed dispersal and its implications in *Cirsium vinaceum*, a threatened endemic thistle of New Mexico
American Midland Naturalist, Vol. 138, No. 1: 215–219
- Crosti R., Ladd P.G., Dixon K.W., Piotta B. (2006)
Post-fire germination: The effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin
Forest Ecology and Management, 221: 306–312
- DeLuca T.H., Zackrisson O., Gentili F., Sellstedt A., Nilsson M.C. (2007)
Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities
Oecologia, 152: 121–130
- Ejrnæs R., Liira J., Poulsen R.S., Nygaard B. (2008)
When has an abandoned field become a semi-natural grassland or heathland?
Environmental Management, 42: 707–716
- Esfeld K., Hensen I., Wesche K., Jakob S.S., Tischew S., Blattner F.R. (2008)
Molecular data indicate multiple independent colonizations of former lignite mining areas in Eastern Germany by *Epipactis palustris* (Orchidaceae)
Biodivers Conserv, 17: 2441–2453
- Figueira J.E.C., Vasconcellos-Neto J., Garcia M.A., de Souza A.L.T. (1994)
Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae)
Biotropica, Vol. 26, No. 3: 295–301
- Galloway L.F. (2002)
The effect of maternal phenology on offspring characters in the herbaceous plant *Campanula americana*
The Journal of Ecology, Vol. 90, No. 5: 851–858
- Gorb E., Gorb S. (2002)
Contact separation force of the fruit burrs in four plant species adapted to dispersal by mechanical interlocking
Plant Physiol. Biochem., 40: 373–381
- Greig N. (1993)
Regeneration mode in neotropical *Piper*: Habitat and species comparisons
Ecology, Vol. 74, No. 7: 2125–2135
- Hidayati S.N., Baskin J.M., Baskin C.C. (2001)

- Dormancy-breaking and germination requirements for seeds of *symphoricarpos orbiculatus* (Caprifoliaceae)
American Journal of Botany, Vol. 88, No. 8: 1444–1451
- Hodkinson D.J., Thompson K. (1997)
 Plant dispersal: The role of man
The Journal of Applied Ecology, Vol. 34, No. 6: 1484–1496
- Janeček Š., Kantorová J., Klimešová J. (2008)
 Integration in the clonal plant *Eriophorum angustifolium*: an experiment with a three-member-clonal system in a patchy environment
Evol Ecol, 22: 325–336
- Johansson M.E., Nilsson Ch., Nilsson E. (1996)
 Do rivers function as corridors for plant dispersal?
Journal of Vegetation Science, Vol. 7, No. 4: 593–598
- Jongejans E., Soons M.B., de Kroon H. (2006)
 Bottlenecks and spatiotemporal variation in the sexual reproduction pathway of perennial meadow plants
Basic and Applied Ecology, 7: 71–81
- Kahmen S., Poschlod P. (2004)
 Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years
Journal of vegetation science, Vol. 15, Is. 1: 21–32
- Knevel I.C., Bekker R.M., Kunzmann D., Stadler M., Thompson K., (eds.) (2005)
 The LEDA traitbase: Collecting and measuring standards
 Leda Traitbase Project
- Konvička M., Beneš J., Čížek L. (2005)
 Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management
Saggitaria
- Kowarik I., Säumel I. (2008)
 Water dispersal as an additional pathway to invasions by the primarily wind-dispersed tree *Ailanthus altissima*
Plant Ecol, 198: 241–252
- Krinke L., Moravcová L., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J., Perglová I. (2005)
 Seed bank of an invasive alien, *Heracleum mantegazzianum*, and its seasonal dynamics
Seed Science Research, 15: 239–248
- Landenberger R.E, Kota N.L., McGraw J.B. (2007)
 Seed dispersal of the non-native invasive tree *Ailanthus altissima* into contrasting environments
Plant Ecol, 192: 55–70
- Lonsdale W.M. (1993)

Rates of spread of an invading species – *Mimosa pigra* in Northern Australia
The Journal of Ecology, Vol. 81, No. 3: 513–521

Marushia R.G., Holt J.S. (2006)

The effects of habitat on dispersal patterns of an invasive thistle, *Cynara cardunculus*
Biological Invasions, 8: 577–593

Moravcová L., Pyšek P., Pergl J., Perglová I., Jarošík V. (2006)

Sezónní průběh klíčení a životnost semen invazního druhu *Heracleum mantegazzianum*
Preslia, 78: 287–301

Ministerstvo zemědělství České Republiky (2007)

Program rozvoje venkova České Republiky na období 2007 – 2013

Ministerstvo zemědělství České Republiky (1992)

Zákon na ochranu přírody a krajiny

Nilsson Ch., Andersson E., Merritt D.M., Johansson M.E. (2002)

Differences in riparian flora between riverbanks and river lakeshores explained by dispersal traits
Ecology, Vol. 83, No. 10: 2878–2887

Paschke M.W., McLendon T., Redente E.F. (2000)

Nitrogen availability and old-field succession in a shortgrass steppe
Ecosystems 3: 144–158

Pierce A.R., Bromer W.R., Rabenold K.N. (2008)

Decline of *Cornus florida* and forest succession in a *Quercus*–*Carya* forest
Plant Ecol, 195: 45–53

Pizo M.A., Morellato L.P.C. (2002)

A new rain-operated seed dispersal mechanism in *Bertolonia mosenii* (Melastomataceae), a neotropical rainforest herb
American Journal of Botany, Vol. 89, No. 1: 169–171

Prach K., Pyšek P., Bastl M. (2001)

Spontaneous vegetation succession in human disturbed habitats: A pattern across seres.
Applied Vegetation Science, 4: 83–88

Prach K., Pyšek P., Šmilauer P. (1997)

Changes in species traits during succession: A search for pattern
Oikos, Vol. 79, No. 1: 201–205

Pyšek P., Brock J.H., Blímová K., Mandák B., Jarošík V., Koukolíková I., Pergl J., Štěpánek J. (2003)

Vegetative regeneration in invasive *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: the determinant of invasibility at the genotype level 1.
American Journal of Botany, 90(10): 1487–1495.

- Reader R.J. (1993)
Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species
Journal of Ecology, Vol. 81, No. 1: 169–175
- Rees M. (1996)
Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size
Philosophical Transactions: Biological Sciences, Vol. 351, No. 1345, *Plant Life Histories: Ecological Correlates and Phylogenetic Constraints*: 1299–1308
- Rey P.J., Alcantara J.M. (2000)
Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): Connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment
The Journal of Ecology, Vol. 88, No. 4: 622–633
- Robinson G.R., Handel S.N. (2000)
Directing spatial patterns of recruitment during an experimental urban woodland reclamation
Ecological Applications, Vol. 10, No. 1: 174–188
- Seiwa K., Tozawa M., Ueno N., Kimura M., Yamasaki M., Maruyama K. (2008)
Roles of cottony hairs in directed seed dispersal in riparian willows
Plant Ecol, 198: 27–35
- Schmidt M., Sommer K., Kriebitzsch W.U., Ellenberg H., von Oheimb G. (2004)
Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*)
Eur J Forest Res, 123: 167–176
- Smith N.J.C., Zahid D.M., Ashwath N., Midmore D.J. (2008)
Seed ecology and successional status of 27 tropical rainforest cabinet timber species from Queensland
Forest Ecology and Management, 256: 1031–1038
- Tackenberg O., Poschlod P., Bonn S. (2003)
Assessment of wind dispersal potential in plant species
Ecological Monographs, Vol. 73, No. 2: 191–205
- Tsuyuzaki S., Kanda F. (1996)
Revegetation patterns and seedbank structure on abandoned pastures in Northern Japan
American Journal of Botany, Vol. 83, No. 11: 1422–1428
- Vittoz P., Engler R. (2007)
Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits
Bot.Helv., 117: 109–124
- Xun-Yang He, Ke-Lin Wang, Wei Zhang, Zhi-Hui Chen, Yong-Guan Zhu, Hong-Song Chen (2008)

Positive correlation between soil bacterial metabolic and plant species diversity and bacterial and fungal diversity in a vegetation succession on Karst
Plant Soil, 307: 123–134

Zhi-Yong Zhang, Xiao-Ming Zheng, Song Ge (2007)

Population genetic structure of *Vitex negundo* (Verbenaceae) in three-gorge area of the Yangtze river: The riverine barrier to seed dispersal in plants
Biochemical Systematics and Ecology, 35: 506–516