

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Tomáš Vlasta**

**Metody studia dálkového šíření semen a jeho význam pro  
kolonizaci nových stanovišť**

Methods for studying seed dispersal and its importance for colonization of new sites

Bakalářská práce

Školitelka: Ing. Jana Knappová, PhD.

Praha 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou bakalářskou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Bakově nad Jizerou dne 13.5.2015

Podpis:

Na tomto místě bych rád poděkoval především školitelce mé bakalářské práce Ing. Janě Knappové, PhD. za cenné rady a náměty na vylepšení této bakalářské práce a také za pomoc při plánování navazujícího diplomové práce. Další velké poděkování patří také konzultantce mé práce doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, PhD. Děkuji i všem ostatním, kteří mě během psaní práce jakkoliv podporovali.

# Abstrakt

Šíření semen a jeho studium má zásadní význam pro pochopení řady procesů v životě rostlin a krajiny. Má velký význam pro zachování populací ve fragmentované krajině, hraje roli v sukcesi, pomáhá zabraňovat ztrátě genetické variability a má i evoluční výhody pro samotné rostliny. Tradičně se rozlišuje několik způsobů šíření (anemochorie, zoochorie, hydrochorie), které jsou ovlivněny celou řadou faktorů, od vlastností rostlin, vektorů, či faktorů prostředí. V přírodě jsou však semena šířena jedním vektorem jen velmi zřídka, a proto je nutné věnovat značnou pozornost i polychorii a sekundární disperzi. Metodika studia šíření semen je velmi pestrá a sestává z řady metod, od pastí na semena, vypouštění individuálních semen, přes studium vlivu vlastností vektorů, až po genetické markery. Použitou metodiku je nutné volit podle toho, co nás zajímá a je také nutné vzít v úvahu výhody a nevýhody jednotlivých metod.

**Klíčová slova:** šíření semen, fragmentace, sukcese, kolonizace, anemochorie, zoochorie, sekundární disperze, pastí na semena, genetické markery

# Abstract

Study of seed dispersal is crucial for understanding of several processes in life of plants and landscape. Seed dispersal is very important for persistence of local populations in fragmented landscape, it plays an important role in succession, it helps to protect plant populations against loss of genetic variability. We usually recognize several types of seed dispersal depending on vector (dispersal by wind, animals and water.) In nature, it is very common that seed can be independently dispersed by several vectors. Therefore, studying of polychory and secondary dispersal is necessary. Methods of studying of seed dispersal are very variable, including seed traps, releasing and following individual seeds, genetics markers etc. If we study seed dispersal, we should select the most suitable method depending on the aim of the study. We should also take into account advantages and disadvantages of single method.

**Keywords:** Seed dispersal, fragmentation, succession, colonization, anemochory, zoochory, secondary dispersal, seed traps, genetics markers

# OBSAH

1. Úvod.....	1
2. Význam šíření semen .....	2
2.1. Kolonizace nových stanovišť.....	2
2.2. Význam šíření ve fragmentované krajině .....	2
2.3. Význam šíření v průběhu sukcese.....	4
2.4. Šíření jako únik před parazity a predátory .....	6
3. Způsoby šíření semen.....	7
3.1. Anemochorie .....	7
3.2. Epizoochorie.....	8
3.3. Endozoochorie.....	9
3.4. Sekundární disperze a polychorie .....	11
4. Metody studia šíření semen .....	14
4.1. Pasti na semena .....	14
4.2. Vypouštění individuálních semen.....	15
4.3. Odhad vzdálenosti .....	16
4.4. Genetické markery a značení izotopy .....	16
4.5. Studium epizoochorie .....	17
4.6. Studium endozoochorie .....	18
4.7. Studium sekundární disperze .....	19
5. Určení relativního významu šíření pro osidlování nových stanovišť .....	19
5.1. Studium dispersal limitation .....	20
6. Navržení pokusů do diplomové práce .....	20
7. Závěr .....	22
Seznam použité literatury .....	23

# 1. Úvod

Rostliny se vyznačují složitými životními cykly trvajících několik týdnů u jednoletých rychle rostoucích rostlin, ale i desítky let u rostlin jako jsou stromy, keře a dlouhověké vytrvalé rostliny. Po vyklíčení rostliny ze semene následuje vegetativní část životního cyklu, pokud se v této fázi rostlina množí, tak pouze klonálně, což je ovšem u velké části rostlin velmi časté. Následuje fáze generativní, tedy kvetení a tvorba semen, čímž se celý životní cyklus uzavírá a znovu se opakuje. Šíření diaspor představuje jednu z nejdůležitějších fází životního cyklu rostliny, protože umožňuje migraci rostlin na nová stanoviště. To je pro rostliny jakožto organismy trvale přisedlé na jednom místě velmi důležité. Obzvláště to platí o šíření dálkovém, které umožňuje rozšířit se do větších vzdáleností od mateřské rostliny. Dálkové šíření může být definováno buď konkrétní vzdáleností, nebo percentilem – například 99%percentilem. Za dálkové šíření je v tomto případě považována vzdálenost, za kterou se dostane jen 1% semen (Soons & Ozinga, 2005). Šíření probíhá nejčastěji pomocí semen, ale nesmíme zapomínat ani na spory výtrusných rostlin a různé vegetativně vzniklé diaspory, například pacibulky, turiony nebo i celé části rostlin (vodou šířené rostliny, oddenky trav nebo plevelů). Šíření diaspor se děje prostřednictvím abiotických (vítr, voda) i biotických vektorů (pomocí živočichů). Dá se ale říci, že většina druhů rostlin může využívat více typů vektorů.

Cílem mé bakalářské práce je dle dostupné literatury shrnout nejdůležitější známé poznatky o šíření semen. V práci bude hlouběji rozebrán význam šíření na řadu procesů v rostlinném životě a v dynamice druhů v krajině. Budu se věnovat jednotlivým způsobům šíření semen včetně polychorie a sekundární disperze. Důležitou součástí práce je popis jednotlivých metod používaných při studiu šíření semen, pokusím se zde shrnout, za jakých situací je vhodné jednotlivé metody použít, jaké jsou výhody jednotlivých metod, a kde mají naopak metody své slabiny. V poslední části práce popíši, jak se hodnotí relativní význam šíření semen pro osidlování nových stanovišť v porovnání s ostatními faktory a nastíním možná směřování navazující diplomové práce.

## 2. Význam šíření semen

Šíření má význam v mnoha procesech ovlivňujících krajinou dynamiku rostlinných druhů. Má velký význam v průběhu sukcese, pomáhá rostlinám utéct před druhově specifickými parazity a predátory, hraje významnou roli v udržování genetické variability populací ve fragmentované krajině a v neposlední řadě je to také jeden z hlavních faktorů ovlivňující přítomnost a rozšíření druhu v krajině.

### 2.1. *Kolonizace nových stanovišť*

Pro rostlinu má šíření semen význam především jako způsob kolonizace nových stanovišť a je zásadní pro současnou podobu rostlinných areálů. Aby rostlina dosáhla současného rozšíření, musela se rozšířit z místa vzniku a musela kolonizovat nová stanoviště. Během kvartéru navíc dochází ke střídání dob ledových a meziledových, což je na severní polokouli spojeno s postupem ledovce ze severu na jih a naopak. Na to rostliny musely reagovat migrací na jih v dobách ledových. Po jejich skončení mohly opět rekolonizovat místa po ústupu ledovce. Rostliny přitom musely překonat vzdálenosti stovek až tisíců kilometrů. Kolonizace pravděpodobně probíhala jako série náhodných událostí dálkového šíření semen (Cain, Damman, & Muir, 1998; Lyford, Jackson, Betancourt, & Gray, 2003). Šíření má zásadní význam i pro kolonizaci nových stanovišť v rámci samotného areálu. Dá se říci, že rostlinný druh nikdy neobývá všechny plochy v krajině, ale vyskytuje se jen na plochách pro něj příznivých. Samotný areál druhu tak nikdy není úplně celistvý a sestává z více či méně různě velkých fragmentů. Šíření je tak základní složkou krajinné dynamiky daného druhu.

### 2.2. *Význam šíření ve fragmentované krajině*

Podle teorie ostrovní biogeografie MacArthura a Wilsona (1967) je počet druhů na ostrově dán rovnováhou mezi šířením organismů na ostrov a extinkcí organismů na ostrově. Nejvíce druhů bude podle této teorie na velkých ostrovech blízko zdrojového ostrova, protože míra imigrace je na nich vysoká a míra extinkce nízká. Nejméně druhů bude naopak na malých a vzdálených ostrovech, kde je velmi nízká míra imigrace (MacArthur & Wilson, 1967). Původní teorie se zaměřuje na ostrovy v moři, ale jako ostrovy mohou být chápány jakékoliv izolované biotopy - kromě ostrovů v moři také fragmenty lesů, bezlesí, vodních ploch ad. Řada biotopů je v krajině fragmentovaná přirozeně, vlivem člověka ale dochází ke fragmentaci i u biotopů, které by za normálních okolností byly celistvé - velká část přírodních

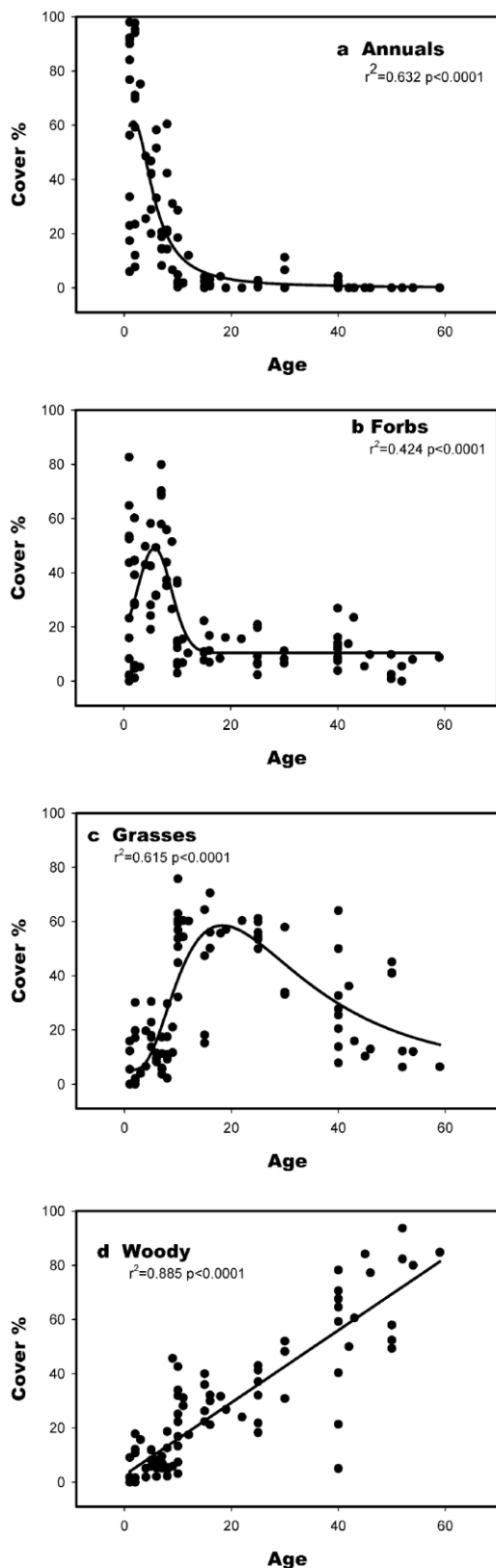


ekosystémů byla přeměněna na zemědělskou půdu a na další lidmi ovlivněné biotopy (Ellis, Goldewijk, Siebert, Lightman, & Ramankutty, 2010). Krajina se tak vlivem člověka stává plnou fragmentů - ostrovů, šíření rostlin mezi jednotlivými fragmenty je pak zásadní pro přežívání daného druhu v krajině.

Důležitost šíření byla demonstrována například Harrisonem et al. (2000) na metapopulacích několika druhů rostoucích na hadcových substrátech v Kalifornii, což jsou biotopy značně fragmentované. Po dvaceti letech studie řada populací vyhynula, ale také nové přibýly. Vyhynulé populace byly prokazatelně více izolované než populace, které nevyhynuly. Naopak místa, kde se objevily nové populace, byla méně izolovaná (byla blíže zdrojovým populacím) než místa, kde se nové populace neobjevily (Harrison, Maron, & Huxel, 2000). To ukazuje, že šíření semen a pylu a prostorové uspořádání populací má v tomto případě zásadní vliv na přežívání metapopulace druhů spojených s fragmentovanými biotopy.

Vlivem fragmentace dochází ke zmenšování a izolaci rostlinných populací. To s sebou přináší nepříznivé genetické důsledky vlivem náhodného genetického driftu (ztráta heterozygoty, snížení genetického polymorfismu, ztráta alel) (Aguilar, Quesada, Ashworth, Herrerias-Diego, & Lobo, 2008). Po fragmentaci nejprve dochází ke zmenšení populací a genofond populace prochází efektem hrdla láhve. Malé izolované populace pak čelí ztrátě alel důsledkem genetického driftu, a protože je genetický drift náhodný, dochází také ke genetickému rozrůžňování populací. V důsledku ztráty genetické variability dochází k horšímu přizpůsobení vůči měnícím se podmínkám. Genetické důsledky fragmentace se mohou projevit se značným zpožděním, obzvláště u dlouhověkých organismů, jako jsou stromy (Lowe, Boshier, Ward, Bacles, & Navarro, 2005). Šíření, které zprostředkovává genový tok, může kompenzovat genetický drift v malých a izolovaných populacích.

Jednotlivé plochy mohou být v krajině spojené koridory. Koridory mají pozitivní vliv na biodiverzitu, tím že usnadňují šíření organismů mezi jednotlivými plochami v krajině. Plochy spojené koridory hostí více druhů než plochy nespojené (Damschen, Haddad, Orrock, Tewksbury, & Levey, 2006). Damschen et al. (2008) zjistili, že v izolovaných plochách s časem klesá počet druhů a to bez ohledu na typ šíření (zoochorie, anemochorie, bez specializace.) U druhů šířených ptáky klesal počet druhů pomaleji a po několika letech se rozdíl mezi spojitými a nespojitými plochami dokonce zmenšil (Damschen et al., 2008). Levey et al. (2005) potvrdil, že šíření semen ptáky je vyšší do ploch, které jsou s centrální



**Obrázek 1 - změna pokryvností jednotlivých životních strategií v průběhu sukcese – a)jednoletky, b)byliny, c)trávy, d)dřeviny**

Převzato a upraveno dle Bonet & Pausas (2004)

plochou spojené koridorem, avšak i do izolovaných ploch vzdálených 150m od centrální plochy se semena šíří. Zajímavým zjištěním je také to, že se ptáci pohybují podél okrajů koridorů, nikoliv přímo koridory (Levey, Bolker, Tewksbury, Sargent, & Haddad, 2005). Podobný efekt na šíření organismů mezi fragmenty jako koridory mohou mít také tzv. „stepping stones“, tedy malé fragmenty vhodných biotopů v krajinné matici, která je pro přežívání druhů nepříznivá (Baum, Haynes, Dilleuth, & Cronin, 2004).

### 2.3. Význam šíření v průběhu sukcese

Sukcesí se označuje směřovaný vývoj společenstva, při kterém dochází ke střídání souborů rostlinných druhů různých vlastností a životních strategií, přičemž v počátečních fázích sukcese dominují druhy rostlin jiných vlastností a životních strategií než v pozdních fázích sukcese – obr. 1 (Bonet & Pausas, 2004). Rozlišuje se primární a sekundární sukcese. Primární sukcese probíhá na zcela nově vzniklých stanovištích, například na místech vzniklých po výbuchu sopky, na nově vzniklých písečných dunách, po odtáté ledovce apod. Tato místa nebyla nikdy ovlivněna vegetací, není na nich vyvinuta půda, chybí semenná banka. Sekundární sukcese probíhá na místě, kde už předtím vegetace byla, ale byla zničena; je vyvinutá půda a přítomna semenná banka. Typickým příkladem mohou být opuštěná pole.

Na začátku primární sukcese je v substrátu jen malé množství živin, v průběhu sukcese se množství živin zvyšuje. Zvyšuje se také pokryvnost půdy vegetací a mění se rostlinné druhy přítomné na stanovišti (Inouye et al., 1987). Zpočátku dominují snadno šířitelné a jednoleté rostliny schopné snášet špatné životní podmínky. První kolonizátoři také mohou zlepšovat podmínky na stanovišti (například fixací atmosférického dusíku) a tím vlastně umožnit přítomnost dalších druhů rostlin (del Moral & Wood, 1993). Posléze se uchycují kompetičně zdatnější vytrvalé byliny, následně snadno šířitelné keře a stromy. Sukcese je ve středoevropských podmínkách zakončena nejčastěji vznikem opadavého lesa mírného pásma. Nejvíce druhů je na stanovišti v okamžiku, kdy se potkávají druhy typické pro rané fáze sukcese (jednoletky) a druhy typické pro pokročilejší stádia sukcese (Bonet & Pausas, 2004).

Sukcesi ovlivňuje celá řada faktorů, jmenovitě například okolní vegetace (jako zdroj semen), klima, množství dusíku v půdě, struktura půdy ad. (Prach & Řehouňková, 2006). Šíření semen má pro sukcesi velký význam, při primární sukcesi navíc představuje jediný zdroj nových rostlin. V raných stádiích sukcese mají velký význam především anemochorní a epizoochorní druhy rostlin, pokud se jedná o sekundární sukcesí, pak i druhy vzešlé ze semenné banky. Při kolonizaci nových míst vzniklých výbuchem sopky Saint Helens ve Spojených státech amerických dominovaly v semenném dešti anemochorní snadno šířitelné druhy (výrazně převažovalo *Epilobium*.) Tyto rostliny se také byly schopny rozšířit na nejizolovanější místa. Na druhou stranu přežívání těchto rostlin nebylo velké, druhy s omezenou šířitelností, ale s velkými semeny, přežívaly snáze (del Moral & Wood, 1993).

Toto je obecný problém malých semen a souvisí s *trade off* mezi velikostí a počtem semen. Rostliny mohou produkovat buď hodně malých semen, která se výborně šíří všemi způsoby, ale nemají dostatek zásobních látek a semena i semenáčky špatně přežívají. Druhou možností je produkovat málo velkých semen, která se sice hůře šíří, ale přežívání semen a semenáčků je podstatně vyšší (Jakobsson & Eriksson, 2000). V průběhu sukcese jsou tedy druhy snadno šířitelné, ale málo kompetičně zdatné vystřídány druhy s omezeným šířením, ale schopné zvládat konkurenci jiných druhů rostlin.

Lichter (2000) se zabýval sukcesí na písečných dunách u jezera Michigan. Semena a semenáčky pozdně sukcesních druhů stromů (*Pinus*, *Quercus*) byla vysázena do různě starých dun. Část rostlin byla schopna přežít v raně sukcesním stádiu vývoje duny. To poukazuje na fakt, že za nepřítomnost pozdně sukcesních druhů jsou zodpovědné hlavně omezené šíření pozdně sukcesních druhů a také velmi vysoká predace semen hlodavci. K úspěšné kolonizaci

může dojít, pokud dojde v daném roce k souhře více příznivých faktorů- malá predace semen hlodavci, dostatek vlhkosti, dostatečné množství rozšířených semen ad. (Lichter, 2000).

## **2.4. Šíření jako únik před parazity a predátory**

Šíření má evoluční výhody i pro jednotlivá rostlinná individua. Podle únikové hypotézy (*release hypothesis*) klesá s rostoucí vzdáleností od mateřské rostliny míra predace a parazitismu (Janzen, 1970). Predátoři či parazité mají často specifickou kořist/hostitele a jejich početnost je tak nejvyšší v blízkosti mateřské rostliny. Rostliny ze semen, která dopadnou do okolí mateřské rostliny, se tak s vysokou pravděpodobností stanou obětí druhově specifických predátorů či parazitů. Šíření do větších vzdáleností umožňuje některým semenům dostat se dostatečně daleko, aby se k nim predátoři nedostali (Janzen, 1970). Tato teorie byla potvrzena i terénními experimenty, přežívání semenáčků bylo skutečně vyšší ve větších vzdálenostech od mateřské rostliny (Nathan, Safriel, Noy-Meir, & Schiller, 2000; Wenny & Levey, 1998).

## 3. Způsoby šíření semen

První část práce popsala důležitost šíření semen. Kvůli důležitosti disperze semen se u rostlin vyvinula řada adaptací na konkrétní způsob šíření. Rostliny jsou tradičně děleny do několika kategorií podle hlavního vektoru šíření. Vektorem může být vítr (anemochorie), živočichové (epizoochorie, endozoochorie) nebo voda (hydrochorie). Malá část rostlin je schopna šířit se vlastními silami (autochorie.) Také člověk se může výrazně podílet na šíření rostlin a to často na velké vzdálenosti (antropochorie) Nutno ještě dodat, že většina rostlin není šířena jen jedním vektorem, ale více vektory (polychorie.)

### 3.1. Anemochorie

Anemochorie je způsob šíření, kdy hlavním vektorem šíření diaspor je vítr. Okřídlené plody mnohých stromů, chmýr na nažkách, vlásky aj. morfologické struktury jsou považovány za adaptace semen k anemochorii. Velmi snadno mohou být větrem šířena velmi drobná semena orchidejí a spory výtrusných rostlin (kapradin, plavuní.)

Hlavními faktory ovlivňující anemochorii je hmotnost semene, výška, ze které jsou semena vypouštěna a dále podmínky počasí (rychlost větru, bouřlivé počasí, ale také konvekční proudění) (Tackenberg, Poschlod, & Bonn, 2003). Vzdálenost do které se semeno rozšíří je nepřímo úměrná hmotnosti semene (čím lehčí semeno, tím dále se dostane) a přímo úměrná výšce rostliny (semena vypouštěná z vyšší výšky se rozšíří dále). Hmotnost semene je přitom spojena s terminal velocity, která udává maximální rychlost semene při pádu. Některé morfologické adaptace jako vlásky (například u rodu *Pulsatilla*, *Epilobium*, *Typha*) mohou výrazně snižovat terminal velocity semene a tím zvyšovat vzdálenosti, do které se semeno rozšíří (Vittoz & Engler, 2007). Soons & Ozinga (2005) vypočítali, že 99% semen *Typha latifolia* dopadne do vzdálenosti 3672 m, obdobně 99% semen *Phragmites australis* dopadne do vzdálenosti 1714m (Soons & Ozinga, 2005).

Velký vliv na směr šíření semen má směr a rychlost větru a to hlavně v šíření do větších vzdáleností. Skarpaas et al. (2004) při experimentu založeném na vypouštění jednotlivých semen *Crepis praemorsa* pozorovali korelaci mezi rychlostí větru a vzdáleností, do které se semena rozšířila (Skarpaas, Stabbetorp, Rønning, & Svenning, 2004). K podobným závěrům došli i Bullock & Clark (2000) při experimentech s *Calluna vulgaris* a *Erica cinerea*. (Bullock & Clarke, 2000) V některých případech mohou spíše než bouřlivé a větrné počasí hrát větší roli pomalé výstupné konvekční pohyby v teplých letních dnech, to

platí zejména pro některé byliny, jejichž semena mají nízkou terminal velocity a mohou být konvekčními proudy snadno unášena. Naopak u stromů a keřů je důležitější výška vypouštění semene - šíří se tedy lépe ve větrném počasí (Tackenberg et al., 2003). Jistá minimální rychlost větru je také nezbytná k uvolnění semene z květního lůžka. S rostoucí rychlostí větru roste podíl semen, která se z rostliny uvolní (Greene & Quesada, 2011).

Šíření anemochorních rostlin může být poměrně výrazně znesnadněno okolními rostlinami, které fungují jako pasti na semena a hromadí u sebe lapená semena (Bullock & Moy, 2004). Podobně může fungovat stařina na nedisturbovaných plochách bez managementu, která slouží jako efektivní past na semena, přičemž tento efekt roste s tloušťkou odumřelé biomasy. Část semen se tak vůbec nedostane na povrch půdy. Odumřelá biomasa na povrchu půdy zachycuje především velká semena (Ruprecht & Szabó, 2012). Ozinga et al. (2004) zjistili negativní korelaci mezi množstvím rozšířených semen a množstvím živin, což autoři interpretují tak, že při velkém množství živin bude vegetace bujnější a šíření bude tak znesnadněno (Ozinga, Bekker, Schaminée, & von Groenendael, 2004). Je tedy zřejmé, že anemochorie lépe funguje v otevřené krajině, s co možná nejkratší vegetací.

U rostlin šířících se větrem množství dopadlých semen velmi prudce klesá s rostoucí vzdáleností od mateřské rostliny, ale malé množství semen dopadne i do velkých vzdáleností (Bullock & Clarke, 2000; Nathan et al., 2000). Rozšíření do větších vzdáleností přitom může být velmi důležité, protože přežívání semenáčků v blízkosti mateřské rostliny může být velmi malé či nulové (Nathan et al., 2000).

### **3.2. Epizoochorie**

Přenos semen v srsti savců nebo v peří ptáků je důležitým faktorem v šíření rostlin v krajině. Malí savci, například hlodavci, hrají významnou roli na lokální úrovni, mohou přenášet semena na vzdálenost několik metrů (Kivinieni & Telenius, 1998), naproti tomu velcí savci (ve středoevropských podmínkách kopytníci jako ovce, skot, srny, prasata, jeleni) jsou schopni semena rozšířit na podstatně větší vzdálenosti - i více než 1 kilometr. Při studii prováděné v lesích Německa bylo zjištěno, že prasata a v menší míře i srny ve své srsti přenášejí semena druhů rostoucích na bezlesých stanovištích (Heinken & Raudnitschka, 2002). Semena řady druhů rostlin (s morfologickými adaptacemi ale i bez nich) se v ovčí srsti dokázala udržet i několik měsíců a mohou se tak rozšířit na celé území, kde se ovce pohybuje

(Fischer, Poschlod, & Beinlich, 1996). Velká zvířata tedy mohou hrát významnou roli v migraci semen mezi populacemi ve fragmentované krajině.

Semena mající morfologická přizpůsobení k epizoochorii (háčky, štětiny, přívěsky, drsný povrch) se v srsti dokážou udržet déle a rozšíří se tedy na delší vzdálenosti (Kiviniemi & Telenius, 1998). Důležitý je také tvar semena, plochá semena se v srsti udrží obtížně, oproti podlouhlým a kulatým semenům. Avšak i semena bez jakýchkoliv morfologických adaptací se jsou schopna v srsti udržet. To je spojeno především s hmotností semena, malá semena se v srsti udrží déle než semena velká, protože snadněji proniknou hlouběji do srsti (Fischer et al., 1996; Tackenberg, Römermann, Thompson, & Poschlod, 2006).

Důležitým faktorem je také struktura vegetace - výška rostlin, která uvolňují semena, počet semenících rostlin a délka období, kdy rostlina semena produkuje. Nejsnadněji se zachytí semena z rostlin, jejichž výška odpovídá výšce živočicha. Semena v srsti nejsou rozmístěna rovnoměrně, například u ovce bylo nejvíce semen nalezeno na krku a na hlavě. Také chování zvířat má na epizoochorii velký vliv, šíření je usnadněno například rytím nebo válením se ve vegetaci. To je klíčové zejména pro nízké rostliny do výšky 20 cm, které jinak nemají šanci dostat se do srsti přenašeče semen (Fischer et al., 1996). Roli hraje i struktura srsti, například srst ovcí je pro přenos semen vhodnější než srst skotu (Tackenberg et al., 2006). Rostliny se v tomto aspektu mohou lišit, některá semena jsou lépe přenášena například ovcí, jiná koněm nebo skotem. Couvreur et al. (2005) ukázal, že přívěsky pozitivně ovlivňují přenášení semene v srsti skotu, ale nikoliv v srsti koně. Jiné vlastnosti, jako velikost semene, se také lišily. V srsti skotu se lépe uchycovala velká semena, u koní tomu bylo přesně naopak, lépe se zachycovala malá semena (Couvreur, Verheyen, & Hermy, 2005).

Semena nejsou přenášena jen srstí, ale také na kopytech, kam se společně s blátem uchycují zejména drobná, morfologicky nepřizpůsobená semena (např.: *Arenaria serpyllifolia*, *Sagina procumbens*) (Heinken & Raudnitschka, 2002).

### **3.3. Endozoochorie**

Endozoochorie je šíření semen prostřednictvím živočichů, kdy dochází k průchodu semen trávicím traktem živočicha. Jednou z adaptací na endozoochorii je tvorba dužnatých plodů. Mnoho druhů ptáků se živí dužnatými plody, čímž zároveň napomáhají i jejich šíření. Další adaptací může být nejvyšší tvorba semen v době migrace ptáků, toto ale neplatí pro všechny druhy rostlin, některé druhy s dužnatými plody mohou být šířeny hlavně stálými

ptáky. (Masaki, Kominami, & Nakashizuka, 1994). K přenosu semen může dojít i konzumací celé biomasy rostlin při herbivorii. Velcí herbivoři mohou mít nemalý vliv na šíření mnoha druhů rostlin. Ze vzorků trusu zubra vyrostly semenáčky až 178 druhů rostlin. Zdrojem semen byly pro zubra nejen divoké rostliny, ale v případě polodivokých a ochočených zvířat také seno, kterým byla zvířata dokrmována. To se týkalo i nepůvodních a invazivních druhů rostlin (Jaroszewicz, Piroznikow, & Sagehorn, 2009). Velké množství semen bylo nalezeno také v trusu skotu, ovcí, koní (Mouissie, Vos, Verhagen, & Bakker, 2005) a králíků (Cosyns, Delporte, Lens, & Hoffmann, 2005). Vzhledem k tomu, že průchod trávicím traktem může u velkých herbivorů trvat i několik dní, mohou šířit semena na vzdálenosti stovek metrů a příležitostně i v řádech kilometrů (Myers, Vellend, & Gardescu, 2004).

Další adaptací k endozoochorii je tvorba tvrdého osemení, které umožní semenu přežít průchod trávicím traktem. Důležitou vlastností je také velikost semen, předpokladem hypotézy, kterou formuloval Janzen (1984), je, že v trusu budou dominovat malá kulatá semena s tvrdým osemením (Janzen, 1984). Z trusu jelena skutečně klíčily převážně druhy mající malá semena. Velká semena nalezená v trusu (například žaludy dubu - *Quercus*) byla poškozená a rozkousaná. (Myers et al., 2004) Podobně dopadly výsledky práce Pakemana (2002), z trusu opět klíčily převážně druhy s malými semeny a druhy s vytrvalou semenou bankou (Pakeman, Digneffe, & Small, 2002). Bruun & Poschlod (2006) naopak ukázali jen velmi slabou korelaci mezi množstvím semen v trusu a velikostí semene. Množství semen v trusu ale korelovalo s produkcí semen. Je tedy možné, že důležitějším faktorem než velikost semene je produkce semen. I tak ale existuje souvislost mezi produkcí semen a velikostí semene, protože rostliny s velkou produkcí semen obvykle produkují velké množství malých semen a naopak. Rostliny produkující velké množství malých semen zvyšují pravděpodobnost, že alespoň některá semena přežijí průchod trávicím traktem (Bruun & Poschlod, 2006).

Vliv průchodu trávicím traktem na klíčivost se liší. U některých pasoucích se herbivorů se klíčivost po průchodu trávicím traktem snižuje, přestože část semen cestu přežije (Cosyns et al., 2005). Někdy je naopak průchod trávicí soustavou nutný pro vyklíčení. Například bobule japonského stromu *Sorbus commixta* obsahují v plodu látky inhibující klíčení, jakmile je dužnatá část plodu odstraněna, může teprve semeno vyklíčit. Odstranění je neefektivnější při průchodu trávicím traktem, v přírodě je možné také odstranění dužnaté části plodu dekompozicí, ovšem než k tomu dojde, ztrácí už většina semen klíčivost. V přírodních podmínkách jsou tedy ptáci pro klíčení *Sorbus commixta* klíčiví (Yagihashi,



Hayashida, & Miyamoto, 1998). Vliv průchodu trávicí soustavou na životaschopnost a klíčivost semene se může lišit u různých skupin živočichů. Tento fakt potvrdila například studie na Kanárských ostrovech (Nogales, Nieves, Illera, Padilla, & Traveset, 2005). Semena zůstala klíčivá po průchodu trávicí soustavou ptáka či plaza, ale byla z větší části poškozena při průchodu trávicí soustavy savců (v tomto případě introdukovaných.) Podobně trus skotu měl větší množství klíčitelých semen než trus ovce a koně (Mouissie et al., 2005). Při endozoochorii je tedy nutné brát v úvahu i to, jaké zvíře semena roznáší.

Endozoochorie prostřednictvím ptáků může být limitována faktem, že většina ptáků se drží v blízkosti stromu, na kterém se krmí. Průchod semene trávicím traktem ptáka je navíc poměrně rychlý. Na druhou stranu je rozptyl semen do okolí rovnoměrnější, než když dojde k prostému spadání z mateřského stromu, navíc některá semena se mohou dostat do větších vzdáleností (Masaki et al., 1994). Zajímavý jev pozorovali Wenny & Levey (1998) v tropickém lese střední Ameriky. Pěvec *Procnias tricarunculata* šířil semena stromu do mezer v tropickém lese a to proto, že používá mrtvé stromy jako bidýlka. Takto rozšířená semena pak měla více světla, vyšší pravděpodobnost přežití a také méně trpěla houbovými chorobami. Jde o příklad, kdy živočich může rostlinu šířit do nenáhodného vhodného habitatu a ukazuje, že disperze ptáky nemusí být nutně náhodná (Wenny & Levey, 1998). Tento fenomén však není znám jen z tropů, kromě mrtvých stromů mohou podobně fungovat i jiná místa, kam ptáci často sedají (ve



**Obrázek 2 – šíření plodů bezu černého frugivorními ptáky**

středoevropské krajině i sloupy elektrického vedení, posedy apod. – obr.2) Ptáci mohou takto v otevřené krajině urychlovat sukcesi a obnovu lesa (McClanahan & Wolfe, 1993).

### **3.4. Sekundární disperze a polychorie**

Při primární disperzi je semeno rozšířeno přímo z mateřské rostliny na zem. Dále může být šířeno ještě sekundárně, tedy z místa, kam bylo primárně rozšířeno, na jiné místo.

Sekundární disperze se ukazuje být stejně důležitá jako primární disperze. Sekundární vektory jsou stejné jako vektory primární – může se jednat o šíření živočichy (mravenci, hlodavci, velkými kopytníky, ptáky) i abiotickými vektory (větrem, vodou.) Disperze semen může proběhnout více způsoby, semena jsou šířena různými vektory nezávisle na sobě. Rostlina je pak polychorní. Bylo například pozorováno, že řada běžných druhů rostlin rostoucích podél vodních toků je šířena vodou, přestože hydrochorie není hlavní způsob jejich disperze (Boedeltje, Bakker, Bekker, Van Groenendael, & Soesbergen, 2003). V trusu řady býložravců byla nalezena semena rostlin obvykle považovaných za anemochorní či epizoochorní (Myers et al., 2004). Semena bez jakýchkoliv morfologických adaptací mohou být šířena větrem, vodou, epizoochorně i endozoochorně.

Nathan (2006) poukazuje, že netradiční vektory a náhodné procesy mohou hrát hlavní roli v *long distance dispersal*, tedy v šíření na dlouhé vzdálenosti. Výzkum sekundární disperze a studium jiných než tradičních vektorů v žádném případě nelze podceňovat. (Nathan, 2006). Cain et al. (1998) se zabýval postglaciální migrací lesní byliny *Asarum canadense*. Poukazuje, že pokud by se tento druh po konci doby ledové šířil standardně (v tomto případě pomocí mravenců), dokázal by za tu dobu překonat vzdálenost 10-11 km. Ve skutečnosti překonal vzdálenosti minimálně stovek kilometrů. Autor proto vyvozuje, že k této disperzi musely přispět náhodné a netradiční vektory (Cain et al., 1998).

Důležitým postdisperzním procesem je predace semen. Experimenty s klecemi naplněnými semeny ukázaly, že většina ze semen je během několika dní odnesena pryč, hlavně mravenci a dalším hmyzem (Jongejans, Silverman, Skarpaas, & Shea, 2014). Vander et al. (2005) upozorňují, že ačkoliv mnoho autorů slučuje odnesení semen s predací, ne všechna odnesená semena musí být nutně ztracena predací (Vander, Kuhn, & Beck, 2005). Retana (2004) ukázal, že míra predace semen *Lobularia maritima* mravenci je sice vysoká, ale malá část semen je ztracena při transportu do mraveniště a vyhne se tak predaci. Mravenci navíc semena donesou do mnohonásobně větších vzdáleností, než když dochází k pouhému spadání semen z rostlin (primární disperze). I přes velkou míru predace je to pro rostlinu výhodné, protože ve větších vzdálenostech od mateřské rostliny je nižší míra kompetice (Retana, Picó, & Rodrigo, 2004).

I větší živočichové živící se semeny a plody, jako ptáci a hlodavci, mohou významně přispět k sekundární disperzi. Vander Wall & Joyner (1998) popsali takový systém v lesích severní Ameriky. Semena borovic, primárně šířena větrem, jsou následně odnášena hlodavci

(čipmanky *Tamias amoneus*), kteří si je schovávají do skrýší v zemi. Autoři rovněž pozorovali, že takto sekundárně šířená semena mohou být později vyhrabána a šířena znovu a znovu dalšími hlodavci ještě dále od původní rostliny. Některá zahrabaná semena následně vyklíčila (Vander Wall & Joyner, 1998). Velmi podobně dopadlo pozorování, které prováděli Kolmann & Schill (1996). Sojky a hlodavci si schovávali žaludy a lískové ořechy do úkrytů v půdě. Přestože se pak sojky pro žaludy vracejí, některé skrýše nejsou vybrány a můžou z nich klíčit semenáčky. U sojky byla navíc disperze pozorováním odhadnuta na několik set metrů (Kollmann & Schill, 1996).

Také abiotické faktory mohou zapříčinit sekundární disperzi. Například semena krušiny olšové (*Frangula alnus*) jsou běžně šířena prostřednictvím ptáků. V mediteránních populacích jsou ovšem šířena také vodou, díky zimním potokům (Hampe, 2004).

## 4. Metody studia šíření semen

Metodika výzkumu dálkového šíření semen je velmi různorodá a odvíjí se hlavně od toho, jaké otázky nás zajímají. Zkoumáme-li šíření semen, zajímá nás především:

- 1) Jak daleko se semena šíří a jak se mění množství semen se vzdáleností od mateřské rostliny/zdrojové populace
- 2) Odkud (z jaké populace či rostliny) semena pochází
- 3) Jaký je hlavní vektor zodpovědný za šíření, existuje více způsobů šíření a pokud ano, jak se jednotlivé vektory liší?
- 4) Jaký vliv na šíření semen mají vlastnosti vektorů a vlastnosti samotných rostlin.
- 5) Jaký je relativní význam šíření pro kolonizaci nových stanovišť?

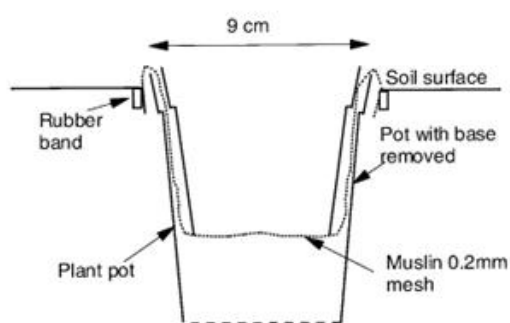
V případě bodu 1 nám mohou pomoci pasti na semena, sledování individuálních semen, genetické markery, případně matematické modely schopné odhadnout jak se mění množství semen se vzdáleností od mateřské rostliny. Na otázku číslo 2 poslouží nejlépe genetické markery. Studium otázek 3 a 4 je komplikovanější. Důležité je i obyčejné pozorování, dále různé metody posuzující vliv morfologie, počasí a klimatických podmínek, vlastností živočichů apod. Otázka 5 bude rozebrána v samostatné kapitole.

### 4.1. *Pasti na semena*

Pasti na semena jsou nepochybně nejčastější metodou studia šíření semen a byly používány v mnoha studiích. V případě anemochorie se pasti na semena umísťují do kruhu kolem mateřské rostliny či mateřské populace rostlin. Pasti se pak umísťují do různých vzdáleností od středu. Je vhodné, aby v každé vzdálenosti byla stejná hustota pastí, pokud přidáváme vzdálenost, musíme úměrně tomu zvyšovat počet pastí (Bullock & Clarke, 2000). S tím ale souvisí asi největší nevýhoda této metody, ve velkých vzdálenostech je počet pastí velmi vysoký, což značně znesnadňuje použití této metody do velkých vzdáleností. Řešením může být, že ve velkých vzdálenostech umísťujeme pasti jen v určité části kruhu, například v části s převažujícím směrem větru (Dauer, Mortensen, & Vangessel, 2007). Další nevýhodou pastí je, že nejsou rozmístěny ve všech vzdálenostech, ale jen v několika vybraných distancích. Do pastí se chytne jen velmi malá část semen, o osudu zbylých semen nevíme nic. Pasti se sklízí v okamžiku, kdy většina nebo všechna semena opustila mateřskou rostlinu. Poté je spočítáno množství semen v jednotlivých vzdálenostech a na

základě toho je vytvořena šířící křivka, tedy závislost množství dopadlých semen na vzdálenosti.

V řadě studií byly používány různé pasti, lze zvolit pasti typu hrnce (Bullock & Clarke, 2000), trychtýře, plastové rohože připevněné pevně k zemi, dále různé typy lepidelných pastí, na které se lepí semena. Pasti typu hrnce mohou být umístěny nad zemí nebo mohou být zapuštěny do země (obr.3 vlevo). Uvnitř hrnce, trychtýře je umístěna hustší síťovina. Při vybírání pastí se jednoduše vybere tato síťovina a spočítá se obsažené množství semen. V případě malých semen jsou vzorky sušeny a až poté jsou semena spočítána. Pasti mohou být překryty síťovinou s širokými oky, aby se zabránilo postdisperzní predaci savci a ptáky (Bullock & Moy, 2004). Dalšími často používanými pasti jsou lepidelné pasti (Dauer et al., 2007; Skarpaas et al., 2004). Výhodou lepidelných pastí je, že ve větších vzdálenostech není nutné zvyšovat počet pastí, ale stačí pouze zvětšit lepidelnou plochu, například zvýšením délky lepidelné pásky (Skarpaas et al., 2004). Pasti na semena se nejčastěji používají ke studiu anemochorie, ačkoliv jejich využití je možné také při studiu zoochorie a velmi často je využíváno při studiu hydrochorie, kde se používají například síťové pasti umístěné ve vodním sloupci (Boedeltje et al., 2003).



**Obrázek 3 – příklady pastí na semena- past typu hrnce umístěná v zemi - dle J. M. Bullock & Clarke (2000)**

## **4.2. Vypouštění individuálních semen**

Další často používanou metodou studia anemochorních rostlin je vypouštění a sledování individuálních semen (Jongejans & Telenius, 2001; Skarpaas et al., 2004). Semena jsou vypuštěna a následně je změřena vzdálenost, do které se rozšíří. Při vypouštění je nutné

udržovat stejnou vypouštěcí výšku, semena mohou být například vypouštěna z plošiny zatlučené do země. Vypouštění individuálních semen má oproti pastem řadu výhod. Výhodou je, že je možné při vypouštění konkrétního semene změřit směr a okamžitou rychlost větru anemometrem. Chycení semene do pastí ve větších vzdálenostech je značně náhodný proces, protože jen velmi málo semen se rozšíří do velkých vzdáleností, a pravděpodobnost, že spadne zrovna do pasti, je nízká. Pokud sledujeme osudy jednotlivých semen, máme větší šanci zachytit šíření do větších vzdáleností. Například Skarpaas et al. (2004) zkoumali šíření *Crepis praemorsa* jak s pomocí pastí, tak s pomocí vypouštěcího experimentu. Zatímco při vypouštění zaznamenali šíření do vzdálenosti >30 m, v pastech bylo maximum 4,3m. (Pasti však byly umístěny jen do vzdálenosti 10m) (Skarpaas et al., 2004).

Při vypouštění je nutné sledovat pokud možno co nejvíce semen, ve dvou zmíněných studiích byly užívány vzorky 50 a 100 semen. Nevýhodou těchto experimentů může být fakt, že k odtržení semene od květního lůžka je třeba určitá minimální rychlost větru. Pokud vypouštíme individuální semena, tuto fázi šíření úplně ignorujeme. Řešením může být vypouštění semene až při určité rychlosti větru. Poté co jsou zaznamenány vzdálenosti, můžeme opět sestavit šířící křivku.

### **4.3. Odhad vzdálenosti**

K odhadu vzdálenosti se používají matematické mechanistické a empirické modely. Mechanistické modely využívají meteorologické parametry (rychlost větru) a vlastnosti samotných rostlin - vypouštěcí výšku, terminal velocity ad. Empirické modely vycházejí z pozorovaných četností semen v různých vzdálenostech od zdroje, na základě čehož se snaží odhadnout četnost semen v jakýchkoliv vzdálenostech od zdroje. Shoda modelů s pozorovanými výsledky však nebyla příliš velká - hlavním problémem je, že většina modelů má tendenci silně podhodnocovat množství semen ve velkých vzdálenostech (Bullock & Clarke, 2000; Dauer et al., 2007).

### **4.4. Genetické markery a značení izotopy**

Obecným problémem pastí na semena je fakt, že pokud je v pokusné ploše více zdrojů semen- více rostlin, nedokážeme říct, ze které rostliny semena v pasti pochází a nemůžeme tak určit vzdálenost, kterou semeno urazilo. Tyto komplikace mohou být vyřešeny použitím nepřímých metod, jako jsou genetické markery nebo značení semen izotopy. Takto můžeme vystopovat konkrétní rostlinu, ze které semeno pochází. Pomocí genetických markerů

(vybraných mikrosatelitů DNA) lze zjistit genetickou podobnost lapeného semene s různými zdrojovými populacemi. Tak lze tedy zjistit zdrojovou populaci, ze které semeno pochází a rovněž i vzdálenost, do které se semeno rozšířilo.

Výhodou genetických markerů je možnost určení zdroje a vzdálenosti šíření, nevýhodou je, že nám nic neřekne o tom, který vektor je za disperzi zodpovědný, proto je dobré genetické markery kombinovat s jinými metodami, jako je prosté pozorování ad.(Jordano, García, Godoy, & García-Castaño, 2007) Problémem metod využívajících genetické markery je, že polovina genetické informace semene pochází od matky a druhá od otce (z pylu), kvůli tomu může být zdroj semene špatně určen. Tuto nesnáz lze ale vyřešit například používáním chloroplastové nebo méně často také mitochondriální DNA, které u rostlin vykazují maternální dědičnost (Trapnell & Hamrick, 2004). Další možností je použití endokarpu, který je rovněž mateřského původu, což může být využito například u šíření dužnatých plodů frugivorními ptáky (Jordano et al., 2007). Pomocí genetických metod lze také určit, jestli daná populace pochází z jednoho nebo z více zdrojů. Pokud pochází jen z jednoho zdroje, pak se projeví efekt zakladatele a všechny rostliny v populaci vykazují genetickou příbuznost. Pokud rostliny pochází z více zdrojů, je mezi nimi větší genetická variabilita a nejsou si tak příbuzné (Hamrick & Trapnell, 2011).

Zajímavá metoda spočívá v obohacení semen o izotop dusíku  $^{15}\text{N}$ . Tento izotop je nasprejován na kvetoucí mateřskou rostlinu, která se tak o tento izotop obohacuje a toto obohacení se přenáší i na semena a semenáčky. Semenáčky a semena obohacená o dusík  $^{15}\text{N}$  pak jednoznačně patří z označené rostliny. V pokusném území byly umístěny pasti na semena a v pastech chycená semena byla podrobena chemické analýze, která zjistí, zda je izotop  $^{15}\text{N}$  přítomen či nikoliv a z toho lze vyvodit, zda semeno pochází z označené rostliny (Carlo, Tewksbury, Martínez, Uri, & Tewksbury, 2009). Metoda byla úspěšně ověřena při sledování dvou endozoochorních keřů, autoři identifikovali semena i ve vzdálenostech stovek metrů (Carlo, García, Martínez, Gleditsch, & Morales, 2013). Metoda je navíc poměrně levná (oproti genetickým markerům), rychlá a méně složitá, do budoucna se tedy jeví jako velmi slibný způsob studia disperze semen.

## **4.5. *Studium epizoochorie***

Chceme-li zjistit retenční dobu semene v srsti živočicha, můžeme postupovat například přidáváním semen do srsti živočicha a následně sledování doby, po kterou se semeno v srsti udrží - z té pak lze vypočítat přibližnou vzdálenost, do které se semeno rozšíří

(Kivinieni & Telenius, 1998). Semena mohou být jen prostě vložena do srsti, což bylo využíváno u malých živočichů (například hlodavec), které lze relativně snadno sledovat (v případě hlodavců například v ohrádce). U velkých živočichů musí být semena vkládaná do srsti nějak označená, například obarvením. Po určité době se semena ze srsti vybírají a zjistí se, kolik obarvených semen v srsti zůstalo (Couvreur et al., 2005; Fischer et al., 1996). Další možností studia epizoochorie je vložení semen do srsti, vlny či látky a následným třepáním v laboratorních podmínkách (ručně nebo ve speciálně zkonstruovaném přístroji), které má simulovat pohyb živočicha opět odhadnout retenční čas (Tackenberg et al., 2006). Fischer (1996) využil atrapu ovce ke zjištění, jak různé chování ovce ovlivňuje zachycení semen v srsti (Fischer et al., 1996). Další metodou je vybírání semen ze srsti mrtvých zvířat (například zvířata zastřelená při honech) vykartáčováním a očištěním kopyt (Heinken & Raudnitschka, 2002). Takto lze zjistit, které druhy rostlin mohou být pravidelně nebo příležitostně přenášeny prostřednictvím epizoochorie.

#### **4.6. Studium endozoochorie**

Nejčastější metodou studia endozoochorie je sběr trusu a následné určení semen v něm obsažených. Část trusu, která je v kontaktu s půdou, se nesbírá, aby nedošlo ke kontaminaci semen z půdní banky. Rovněž je žádoucí odstranit nečistoty, které na trus spadly. Pro zjištění vlivu průchodu trávicím traktem na klíčivost semena jsou semena z trusu (nebo celý trus) zasazena a je sledováno klíčení semen a vývoj semenáčků buď v přírodních podmínkách, nebo ve skleníku (Jaroszewicz et al., 2009; Myers et al., 2004; Pakeman et al., 2002). Problémem je, že takto zjistíme pouze to, jaké druhy se pomocí živočicha úspěšně šíří, nevíme ale, které druhy se takto šířit nedovedou (herbivor je buď nekonzumuje, nebo semena nepřežijí průchod trávicím traktem.) Při šíření plodů s dužnatým oplodím ptáky lze používat i pasti na semena. Dužnaté oplodí bývá po průchodu trávicím traktem stráveno a zůstávají pouze semena nebo endokarp. Oproti tomu semena volně spadlá mají dužnaté oplodí zachováno. Díky tomu lze rozlišit, která plody chycené do pasti byly šířeny endozoochorně živočichem, a které byly rozšířeny jinak nebo pouze spadla z mateřského stromu (Masaki et al., 1994). Rovněž existuje možnost simulovat průchod semen trávicím traktem tak, že jsou semena podrobena simulovanému žvýkání a následně na několik hodin máčena v kyselině chlorovodíkové (Kleyer et al., 2008).



## 4.7. Studium sekundární disperze

Při studiu sekundární disperze jsou v zásadě používány stejné metody jako při studiu primární disperze (velmi často pasti na semena.) Při studiu odnosu semen se často používají pasti zvané „seed cafeteria“, do kterých jsou umístěna semena a do kterých má přístup jen určitý živočich. Past může být překryta mřížkou s širokými oky, takže se do ní dostanou i větší živočichové (měkkýši, větší hmyz, hlodavci) nebo mřížkou s úzkými oky, takže se do ní dostane jen malý hmyz, například mravenci – obr. 4 (Pufal & Klein, 2013). Další možností je umístění lepicí pásky, která znemožní přístup mravencům a dalšímu lezoucímu hmyzu, ale neznemožní přístup skákajícímu hmyzu (Jongejans et al., 2014). Po čase jsou pasti vybrány a je spočítáno množství semen odebrané živočichy. Existuje také možnost semena obarvit například fluorescenčním barvivem, a pokud semena zmizí z pastí, lze je dohledat sledováním v noci s UV lampou (Pufal & Klein, 2013). Při studiu sekundární disperze vodou byly také místo semen používány malé kousky barevného polyetylenu o stejné hmotnosti jako normální semena, která jsou v případě odnesení vodou snadno dohledatelná (Hampe, 2004). Při studiu sekundární endozoochorie se umístí „krmítka“ - například kovová destička, ke které má živočich přístup, a na kterou se umístí konkrétní počet semen. Pak lze spočítat počet odebraných semen a dosledovat, co se s umístěnými semeny stalo, například přímým pozorováním živočicha dalekohledem (Kollmann & Schill, 1996).

## 5. Určení relativního významu šíření pro osidlování nových stanovišť

Přítomnost či absence druhu na stanovištích v krajině je dána kombinací několika faktorů. Druh může být limitován šířením (*dispersal limitation*), kdy daný druh má omezenou šířící schopnost a není schopen se na nová stanoviště rozšířit. Dané stanoviště může být pro daný druh nevhodný, a druh tam nemůže růst, přestože se tam může být schopen rozšířit. Pak je druh limitován prostředím (*habitat limitation*.) Z *dispersal limitation* se ještě někdy vyčleňuje limitace zdrojem (*source limitation*), kdy za neschopnost druhu se na nové stanoviště rozšířit můžou nedostatečně velké populace a nedostatečné množství semen (Nathan & Muller-Landau, 2000). Vliv na aktuální výskyt druhu v současné krajině má také charakteristika krajiny a způsob hospodaření v minulosti (Soons & Ozinga, 2005). Některé druhy jsou schopné přežít v méně příznivém prostředí ještě dlouho po změnách spojených například se změnou tradičního obhospodařování a pokračující sukcesí (Krauss et al., 2010).

Pokud bude druh limitován šířením nebo prostředím bude vázán na kontinuální stanoviště, pokud není limitován šířením či prostředím, pak se bude vyskytovat i na nově vzniklých stanovištích. Abychom pochopili krajinou dynamiku druhu, musíme studovat relativní význam jednotlivých faktorů, které rozšíření daného druhu limitují.

### **5.1. *Studium dispersal limitation***

Pokud pravděpodobnost kolonizace nově vzniklého stanoviště klesá se vzdáleností od nejbližší zdrojové populace, pak to poukazuje na dispersal limitation daného druhu (Jacquemyn, Brys, & Hermy, 2002).

Častou metodou, jak zjistit dispersal limitation je vysévání semen vybraných druhů na vybraná potencionálně vhodná stanoviště. Hlavní myšlenkou je, že když semena na lokalitě vyklíčí, tato lokalita je pro druh vhodná a za absenci druhu na stanovišti může nedostatečné šíření a druh je tedy limitován šířením. V řadě studií diaspory skutečně vyklíčily a založily nové populace, po několika letech bylo zaznamenáno u některých druhů i první kvetení. S časem ale některé populace zanikly a množství přežívajících populací se snížilo (Ehrlén, Münzbergova, Diekmann, & Eriksson, 2006; Gustafsson, Ehrlén, & Eriksson, 2002). To naznačuje, že v případě této metody je nutné brát v úvahu nejen vyklíčení, ale celý životní cyklus. V případě *Dentaria bulbifera* bylo navíc přežívání po 7 letech vyšší v místech, kde před vysetím již tato rostlina rostla, což opět potvrzuje důležitost vhodného stanoviště (Gustafsson et al., 2002). Neschopnost druhu šířit se v krajině může být dána také malou velikostí populací a tedy nedostatkem semen schopných dosáhnout nové biotopy (Franz, & Eriksson, 2003). Malé populace mohou produkovat menší množství semen než velké populace, což může být vysvětleno menším množstvím jedinců, vyšší mírou inbreedingu v malých populacích a nižší mírou opylování (Jacquemyn et al., 2002).

## **6. Navržení pokusů do diplomové práce**

V navazující diplomové práci se chci zaměřit na šíření vybraných druhů suchých trávníků na opuštěná pole. Opuštěná pole, jakožto raná sukcesní stádia mohou sloužit jako náhradní stanoviště pro druhy z bezlesých stanovišť. Příkladem mohou být druhy suchých trávníků. V cílovém území (oblast mezi Litoměřicemi a Štětím), kde se nachází velké množství opuštěných polí i suchých trávníků, bylo v minulosti zaznamenáno, které druhy suchých trávníků na opuštěných polích rostou (a jak hojně) a které naopak ne (Knappová, Hemrová, & Münzbergová, 2012). Otázkou je, do jaké míry je za to zodpovědná nedostatečná

schopnost některých druhů se šířit. Řada druhů rostlin suchých trávníků také spadá mezi ohrožené druhy, pochopení jejich šíření tak také může přispět k jejich lepší ochraně.

V diplomové práci plánuji sestavit šířící křivky zhruba 20 vybraných druhů rostlin, které se vyskytují či nevyskytují na opuštěných polích. Šířící křivky budou vytvořeny na základě terénních experimentů. Hlavní použitou metodou budou pasti na semena (rohože). Na pokusné ploše bude vysazena odkvetlá semeníčí kytice vybrané rostliny a kolem ní budou do čtvrtkruhu v různých vzdálenostech rozmístěny pasti na semena. Počet pastí se bude zvyšovat s rostoucí vzdáleností od středu. Nabízí se také možnost vyzkoušet, jak moc ovlivňuje stávající vegetace šíření - jeden čtvrtkruh by zůstal bez zásahu a jeden by byl pokosen. Od října 2014 probíhá pilotní pokus s šířením *Aster amellus* na opuštěném poli v blízkosti obce Hoštka, okres Litoměřice.

Kromě pastí na semena bych rád vyzkoušel také pokusy s vypouštěním individuálních semen. Semena vybraných druhů by byla vždy vypouštěna z jednotné výšky a před vypouštěním změřena rychlost větru anemometrem. Po vypuštění semene bude změřena vzdálenost, do které se semeno rozšířilo. Je také možné tento pokus vyzkoušet v plochách s různým managementem (pokosená louka/pole, krátce opuštěné pole, opuštěné pole v již pokročilejším stádiu sukcese.)

S pomocí již známých vlastností rostlin (terminal velocity semene, výška rostliny ad.) a šířících křivek získaných na základě experimentů s pastmi a vypouštěním individuálních semen se pokusím vysvětlit úspěšnost kolonizace opuštěných polí jednotlivými druhy. Předpokladem je, že druhy schopné se šířit do větších vzdáleností budou na opuštěných polích hojnější než druhy šířící se na krátké vzdálenosti. Podobně druhy s nízkou terminal velocity se rozšíří do větších vzdáleností než druhy s velkou terminal velocity a semena z vyšších rostlin se rozšíří dále. Protože může být řada druhů polychorních, bylo by vhodné zakomponovat do analýz epizoochorii a endozoochorii. Data o epizoochorii již jsou k dispozici - jsou známa procenta semen nalepených na srst a procenta nalepených po jednom a deseti oklepáních. Rovněž jsou známa i základní data o endozoochorii (klíčení po simulaci endozoochorie). Díky porovnání vlastností druhů spojených s různými typy šíření bude možné zhodnotit relativní význam jednotlivých způsobů šíření.

Další částí diplomové práce bude umístění pastí v transektech na opuštěná pole v sousedství suchého trávníků s cílem zjistit, jak moc se druhy přímo šíří ze suchých trávníků na sousední opuštěné pole.

## 7. Závěr

Metodicky je studium šíření stále složité. Ačkoliv se objevují nové velmi nadějně vyhlížející metody (genetické markery, značení izotopy), stále je řada komplikací, se kterými se lze při studiu setkat. Klasifikace rostliny jako anemochorní, zoochorní či hydrochorní se začíná jevit jako nedostatečné, vzhledem k náhodným událostem, díky kterým jsou rostliny šířeny mnohými vektory, což značně komplikuje studium šíření semen. Dalším problémem je studium šíření na dlouhé vzdálenosti (long distance dispersal), které je běžnými metodami skoro nemožné zaznamenat. Ani matematické modely zatím nebyly schopné dostatečně věrohodně předpovědět množství semen ve velkých vzdálenostech (Nathan, 2006).

Řekl bych, že ani terénních pozorování a experimentů není dostatek vzhledem k důležitosti šíření. Například studií, které přímo chytaly semena do pastí v kruhu kolem mateřské rostliny je stále poměrně málo, šířící křivky (tj. závislost počtu semen na vzdálenosti od zdroje semen) jsou známy jen u velmi malého počtu druhů. Ani význam šíření na výskytu druhu ve fragmentované krajině není dostatečně prostudován. V navazující diplomové práci se budu zabývat vlivem šíření na výskyt druhů na opuštěných polích a to pomocí pokusů s pastmi na semena, na základě těchto dat pak budou sestaveny šířící křivky vybraných druhů rostlin suchých trávníků. Rád bych tak svoji diplomovou práci zkusil zaplnit mezeru, která v těchto znalostech existuje.

Rozhodně má smysl ve studiu šíření rostlin pokračovat a to nejen pro jeho důležitost. Šíření rostlin pro mě představuje fascinující proces, na kterém lze najít množství zajímavých ekologických a evolučních vztahů. Je fascinující, jak se rostliny, jakožto sesilní organismy, dokázaly v průběhu evoluce vyrovnat se zdánlivě nepřekonatelnou překážkou omezené pohyblivosti. Dokázaly využít vítr, vodu i živočichy jako cestovní prostředky pro svůj pohyb v krajině. Kromě samotného poznání pravdy může studium šíření také nemalou měrou přispět k ochraně ohrožených druhů rostlin nebo naopak k potlačování druhů nepůvodních.

# Seznam použité literatury

- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: Susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, *17*, 5177–5188.
- Baum, K., Haynes, K., Dilleuth, F., & Cronin, J. (2004). The Matrix Enhances the Effectiveness of Corridors. *Ecology*, *85*(10), 2671–2676.
- Boedeltje, G., Bakker, J. P., Bekker, R. M., Van Groenendael, J. M., & Soesbergen, M. (2003). Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology*, *91*, 855–866.
- Bonet, A., & Pausas, J. G. (2004). Species Richness and Cover along a 60-Year Chronosequence in Old-Fields of Southeastern Spain. *Plant Ecology*, *174*, 257–270.
- Bruun, H. H., & Poschod, P. (2006). Why are small seeds dispersed through animals guts: large numbers or small size per se? *Oikos*, *113*(October 2005), 402–411.
- 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.
- Bullock, J. M., & Moy, I. L. (2004). Plants as seed traps: Inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica*, *25*, 35–41.
- Cain, M. L., Damman, H., & Muir, A. (1998). Seed dispersal and the Holocene migration. *Ecological Monographs*, *68*(3), 325–347.
- Carlo, T. a., Tewksbury, J. J., Martínez, C., Uri, S., & Tewksbury, J. (2009). A new method to track seed dispersal and recruitment using <sup>15</sup>N isotope enrichment A new method to track seed using dispersal and recruitment 5N isotope enrichment. *Ecology*, *90*(12), 3516–3525.
- Carlo, T. a., García, D., Martínez, D., Gleditsch, J. M., & Morales, J. M. (2013). Where do seeds go when they go far? Distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Ecology*, *94*(2), 301–307.
- Cosyns, E., Delporte, A., Lens, L., & Hoffmann, M. (2005). Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology*, *93*(2), 353–361.
- Couvreur, M., Verheyen, K., & Hermy, M. (2005). Experimental assessment of plant seed retention times in fur of cattle and horse. *Flora*, *200*, 136–147.
- Damschen, E. I., Brudvig, L. a., Haddad, N. M., Levey, D. J., Orrock, J. L., & Tewksbury, J. J. (2008). The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(49), 19078–19083.
- Damschen, E. I., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Tewksbury, J. J., & Levey, D. J. (2006). Corridors increase plant species richness at large scales. *Science (New York, N.Y.)*, *313*(September), 1284–1286.

- Dauer, J. T., Mortensen, D. a., & Vangessel, M. J. (2007). Temporal and spatial dynamics of long-distance *Conyza canadensis* seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, *44*, 105–114.
- Del Moral, R., & Wood, D. (1993). Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science*, *4*(1983), 223–234.
- Ehrlén, J., Münzbergova, Z., Diekmann, M., & Eriksson, O. (2006). Long-term assessment of seed limitation in plants: Results from an 11-year experiment. *Journal of Ecology*, *94*, 1224–1232.
- Ellis, E. C., Goldewijk, K. K., Siebert, S., Lightman, D., & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 589–606.
- Fischer, S., Poschlod, P., & Beinlich, B. (1996). Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, *33*, 1206–1222.
- Franz, D., & Eriksson, O. (2003). Patch Distribution and Dispersal Limitation of Four Plant Species in Swedish Semi-Natural Grasslands. *Ecology*, *166*, 217–225.
- Greene, D. F., & Quesada, M. (2011). The differential effect of updrafts, downdrafts and horizontal winds on the seed abscission of *Tragopogon dubius*. *Functional Ecology*, *25*, 468–472.
- Gustafsson, C., Ehrlén, J., & Eriksson, O. (2002). Recruitment in *Dentaria bulbifera*; the roles of dispersal, habitat quality and mollusc herbivory. *Journal of Vegetation Science*, *13*, 719–724.
- Hampe, A. (2004). Extensive hydrochory uncouples spatiotemporal patterns of seedfall and seedling recruitment in a “bird-dispersed” riparian tree. *Journal of Ecology*, *92*, 797–807.
- Hamrick, J. L., & Trapnell, D. W. (2011). Using population genetic analyses to understand seed dispersal patterns. *Acta Oecologica*, *37*(6), 641–649.
- Harrison, S., Maron, J., & Huxel, G. (2000). Regional turnover and fluctuation in populations of five plants conigned to serpentine seeps. *Conservation Biology*, *14*(3), 769–779.
- Heinken, T., & Raudnitschka, D. (2002). Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, *121*, 1–19.
- Inouye, R. S., Huntly, N. J., Tilman, D., Tester, J. R., Stillwell, M., Zinnel, K. C., ... Huntly, N. J. (1987). Old-Field Succession on a Minnesota Sand Plain, *68*(1), 12–26.
- Jacquemyn, H., Brys, R., & Hermy, M. (2002). Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia*, *130*, 617–625.
- Jakobsson, a, & Eriksson, O. (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, *88*, 494–502.
- Janzen, D. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests, *29*(940), 913–930.
- Janzen, D. (1984). Dispersal of small seeds by big herbivores: Foliage is the fruit. *The American Naturalist*, *123*.

- Jaroszewicz, B., Piroznikow, E., & Sagehorn, R. (2009). Endozoochory by European bison (*Bison bonasus*) in Bia??owie??a Primeval Forest across a management gradient. *Forest Ecology and Management*, 258, 11–17.
- Jongejans, E., Silverman, E. J., Skarpaas, O., & Shea, K. (2014). Post-dispersal seed removal of *Carduus nutans* and *C. acanthoides* by insects and small mammals. *Ecological Research*, 30, 173–180.
- Jongejans, E., & Telenius, A. (2001). Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant Ecology*, 152, 67–78.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. a, & García-Castaño, J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3278–3282.
- Kiviniemi, K., & Telenius, A. (1998). Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography*, 21, 108–116.
- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266–1274.
- Knappová, J., Hemrová, L., & Münzbergová, Z. (2012). Colonization of central European abandoned fields by dry grassland species depends on the species richness of the source habitats: A new approach for measuring habitat isolation. *Landscape Ecology*, 27, 97–108.
- Kollmann, J., & Schill, H.-P. (1996). Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, 125(2), 193–205.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., ... Steffan-Dewenter, I. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13, 597–605.
- Levey, D. J., Bolker, B. M., Tewksbury, J. J., Sargent, S., & Haddad, N. M. (2005). Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science*, 309, 146–148.
- Lichter, J. (2000). Colonization constraints during primary succession on coastal Lake Michigan sand dunes. *Journal of Ecology*, 88, 825–839.
- Lowe, a J., Boshier, D., Ward, M., Bacles, C. F. E., & Navarro, C. (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity*, 95, 255–273.
- Lyford, M. E., Jackson, S. T., Betancourt, J. L., & Gray, S. (2003). Influence of landscape structure and climate variability in a late Holocene natural invasion: *Ecological Monographs*, 73(4), 567–583.
- MacArthur, & Wilson. (1967). *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Masaki, T., Kominami, Y., & Nakashizuka, T. (1994). Spatial and Seasonal Patterns of Seed Dissemination of *Cornus Controversa* in a Temperate Forest. *Natural History*, 75(7), 1903–1910.

- McClanahan, T., & Wolfe, R. (1993). Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology*, 7(2), 279–287.
- Mouissie, a. M., Vos, P., Verhagen, H. M. C., & Bakker, J. P. (2005). Endozoochory by free-ranging, large herbivores: Ecological correlates and perspectives for restoration. *Basic and Applied Ecology*, 6, 547–558.
- Myers, J. a., Vellend, M., & Gardescu, S. (2004). Seed dispersal by white-tailed deer: Implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*, 139, 35–44.
- Nathan, R. (2006). Long-Distance Dispersal of Plants, 25, 786–789.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(7), 278.
- Nathan, R., Safriel, U. N., Noy-Meir, I., & Schiller, G. (2000). Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, 81(8), 2156–2169.
- Nogales, M., Nieves, C., Illera, J. C., Padilla, D. P., & Traveset, A. (2005). Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. *Functional Ecology*, 19, 429–436.
- Ozinga, W. A., Bekker, R. M., Schaminée, J. H. J., & von Groenendael, J. M. (2004). Dispersal potential in plant communities depends on. *Journal of Ecology*, 767– 777.
- Pakeman, R. J., Digneffe, G., & Small, J. L. (2002). Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology*, 16, 296–304.
- Prach, K., & Řehouňková, K. (2006). Vegetation succession over broad geographical scales: Which factors determine the patterns? *Preslia*, 78, 469–480.
- Pufal, G., & Klein, A.-M. (2013). Post-dispersal seed predation of three grassland species in a plant diversity experiment. *Journal of Plant Ecology*, 6(6), 468–479.
- Retana, J., Picó, F. X., & Rodrigo, A. (2004). Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, 105, 377–385.
- Ruprecht, E., & Szabó, A. (2012). Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23, 495–504.
- Skarpaas, O., Stabbe, O. E., Rønning, I., & Sævi, T. O. (2004). How far can a hawk ' s beard fly? Measuring and modelling the dispersal of *Crepis praemorsa*. *Journal of Ecology*, 92, 747–757.
- Soons, M. B., & Ozinga, W. a. (2005). How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions*, 11, 165–172.
- Tackenberg, O., Poschlod, P., & Bonn, S. (2003). Assessment of Wind Dispersal Potential in Plant Species. *Ecological Monographs*, 73(2), 191–205.



- Tackenberg, O., Römermann, C., Thompson, K., & Poschlod, P. (2006). What does diaspore morphology tell us about external animal dispersal? Evidence from standardized experiments measuring seed retention on animal-coats. *Basic and Applied Ecology*, 7, 45–58.
- Trapnell, D. W., & Hamrick, J. L. (2004). Partitioning nuclear and chloroplast variation at multiple spatial scales in the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens*. *Molecular Ecology*, 13, 2655–2666.
- Vander, S. B., Kuhn, K. M., & Beck, M. J. (2005). Seed Removal, Seed Predation, and Secondary Dispersal, 86(3), 801–806.
- Vander Wall, S., & Joyner, J. (1998). Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*, 76(154-162).
- Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117, 109–124.
- Wenny, D. G., & Levey, D. J. (1998). Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Ecology*, 95(May), 6204–6207.
- Yagihashi, T., Hayashida, M., & Miyamoto, T. (1998). Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia*, 114, 209–212.