

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Kristýna Tučková**

**Vnitrodruhová variabilita hmotnosti semen a její důsledky pro vývoj  
semenáčků**

Intraspecific variability in seed mass and its consequences for seedling development

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Tereza Mašková, Ph.D.

Praha 2021

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

V Praze dne 29.4.2021

Podpis

Mnohokrát děkuji své školitelce RNDr. Tereze Maškové, Ph.D. za ochotu, trpělivost a cenné rady.

## Abstrakt

Variabilita velikostí semen v rámci jednoho druhu je často, na rozdíl od mezidruhové, považována za zanedbatelnou. Z mnohých studií však vyplývá, že různé rozmezí velikostí semen se dají najít nejen mezi populacemi stejného druhu, žijícími v rozdílných podmínkách ale i mezi jednotlivými jedinci, a dokonce také mezi plody na jedné rostlině. Tvorba semen je pro většinu rostlin na Zemi důležitým procesem pro přežití a rozšíření druhu. Výsledná velikost semene, ovlivňující životaschopnost a úspěšnost následného semenáčku, závisí nejen na průměru druhu, daným geny, ale i na prostředí, ve kterém semena dozrávají. V kritickém období tvorby plodů a semen záleží na dostupnosti živin, vody, světla, konkurenci mezi semeny a vlivu okolních organismů, se kterými přichází rostlina do styku. Cílem této práce je shrnutí dosavadních poznatků o variabilitě velikosti rostlinných semen a jejím vlivu na klíčení a vývoj semenáčků. Snaží se najít faktory, které stojí za vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitou velikostí semen.

**Klíčová slova:** velikost semen, vnitrodruhová variabilita, mezidruhová variabilita, maternální efekt, klíčení, vývoj semenáčků

## Abstract

Intraspecific variability of seed mass, in contrast to interspecific, is often thought to be negligible. However, many studies show that wide ranges of seed sizes can be found not only between populations of the same species, but also between two individuals or two fruits from one plant. Seed production is for most plants on Earth an important process, ensuring survival and distribution of species. The final size of a seed, which affects its viability and success rate, depends not only on the mean size of the species given by genetics, but also on the environment in which seeds ripen. In the critical fruit and seed creating phase, it depends on nutrient, water and light availability, competition between individual seeds and interaction of the plant with surrounding organisms. The aim of this work is a summary of existing knowledge of seed mass variation and its effect on germination and development of seedlings. It tries to find factors responsible for intraspecific and interspecific variability.

**Key words:** seed mass, intraspecific variation, interspecific variation, maternal effect, seed characteristics, germination, seedling development

# Obsah

1 Úvod .....	7
2 Velikosti semen .....	8
2.1 Vnitrodruhová variabilita .....	8
2.2 Mezidruhová variabilita.....	9
3 Faktory ovlivňující vnitrodruhovou variabilitu a její dopady na vlastnosti semen.....	10
3.1 Maternální efekt.....	10
3.2 Dostupnost živin .....	11
3.3 Dostupnost vody .....	11
3.4 Dostupnost světla.....	12
3.5 Obsah vody po dozrání.....	12
3.6 Interakce s obratlovci .....	14
3.7 Interakce s bezobratlými .....	15
3.8 Opylení .....	16
3.9 Sousedící rostliny.....	16
4 Kompromisy spojené s velikostmi semen (trade-offs).....	17
5 Raný život semenáčku .....	18
5.1 Klíčení .....	18
5.2 Vývoj semenáčů.....	21
6 Závěr .....	22
Seznam použité literatury .....	23

## 1 Úvod

Produkce semen je pro většinu rostlin na Zemi důležitým procesem zajišťující udržení se na stanovišti, rozšíření na nová nebo přečkání v semenné bance, když nejsou podmínky vhodné na klíčení a následný růst. To platí hlavně pro jednoleté byliny a dřeviny, které se rozmnožují téměř výhradně pomocí semen. Hlavní výhodou sexuální reprodukce je tvorba geneticky variabilních semen prostřednictvím kombinace rodičovských dědičných informací. Taková různorodost potomků zajišťuje šanci přežití na stanovišti alespoň několika jedinců (Harper 1977). Toho využívají i druhy běžně rozmnožující se klonálně, například víceleté byliny, které střídáním sexuální a asexuální reprodukce maximalizují svou fitness a minimalizují dopad změn prostředí (Fenner and Thompson 2005).

Asexuální rozmnožování pomocí růstu nových ramet, například prostřednictvím stolonů nebo rhizomů, je pro rostliny výhodné hlavně kvůli tomu, že nemusí investovat do tvorby květů a pohlavních buněk a ušetřenou energii mohou místo toho vložit do růstu listů nebo zásobních orgánů (Muir 1995). Je to také rychlejší způsob, který mohou zvolit v době, která z nějakého důvodu neumožňuje rozmnožování sexuální. Mateřská rostlina mladou rametu zajišťuje vodou, živinami i minerály, než si vyvine všechny struktury potřebné na svou soběstačnost (Jurik 1985, Marshall 1990). Pokud propojení mezi rametami přetrvává i po osamostatnění, mohou ramety rostoucí v bohatším prostředí posílat potřebné látky rametám z chudšího a tím se vypořádat s nevýhodami heterogenity prostředí. Směr toku látek může být od starší ramety mladším jako třeba u popence *Glechoma hederacea* (Slade 1987) nebo oběma směry v případě jahodníků *Fragaria chiloensis* (Alpert 1996). Novější studie ukazují, že klonální rostliny mohou ovládat i toky jednotlivých prvků (např. uhlík a dusík) a posílat je potřebným rametám v závislosti na zastínění (Duchoslavová and Jansa 2018). Hlavní nevýhodou klonálního rozmnožování je malý maximální odstup, který si dceřiná rameta od své matky může udělat. To snižuje nejen schopnost šíření krajinou, ale zvyšuje i hustotu populace, tudíž konkurenci mezi jedinci a rametami.

Dalším typem asexuálního rozmnožování je apomixie, tvorba semen bez podstoupení meiózy, kdy jsou vzniklá semena geneticky identická s mateřskou rostlinou (Fenner and Thompson 2005). Zatím se přesně neví, jaké hlavní výhody apomixie představuje, ale mezi domněnkami je umožnění rostlinám využívat výhody rozmnožování semeny jako například lepší disperse nebo dormance bez náročnosti sexuálního rozmnožování na čas a opylovače.

Avšak důvod, proč se rostliny nespolehnají pouze na asexuální rozmnožování je dlouhodobá neschopnost se vyrovnávat se selekčními tlaky. V klonálních populacích se také mohou časem hromadit virové infekce a parazité.

Velikost semene (seed mass) je vlastnost, která ovlivňuje počet semen, který dokáže rostlina při jejich velikosti vyrobit, schopnost jejich disperze a míru přežití budoucích semenáčků. Selektce tlačí rostliny k tvorbě velikostí semen jak úspěšných v disperzi, tak i v usazení na stanovišti, což může být zároveň k jejich zvětšení i zmenšení. Takto protichůdné směry vedou k různým kompromisům, které se nakonec projevují jako rozsah velikostí.

## 2 Velikosti semen

### 2.1 Vnitrodruhová variabilita

V rámci jednotlivých druhů je možné najít relativně velkou variabilitu velikostí semen. Například semena stromu rohovníku, *Ceratonia siliqua* přezdívaná karob, se ve starověku díky odchylkám mezi hmotnostmi jednotlivých semen v řádu pouze několika setin gramu (Boublenza et al. 2019), používala jako závaží na vyvažování zlata. Na druhé straně semena divoké ředkve *Raphanus raphanistrum* mají rozdíly hmotností až šestinásobné (Stanton 1984). V jakých řádech se může variabilita pohybovat ukazuje například studie D. J. Suska a L. Lovett-Dousta (2000), zaměřená na bylinný druh *Alliaria petiolata*. Mezi jednotlivými populacemi našli 2,5 až téměř osminásobné rozdíly, mezi rostlinami 2,5 násobné a mezi plody na jedné rostlině přibližně 1,5 násobné rozdíly. Jako vysvětlení takové variace hmotnosti semen v rámci jednoho druhu bylo navrženo postupné dozrávání semen v průběhu sezóny. Květy v květenství blíže ke stopce jsou opyleny dříve než ty na špičce, takže mají více času na tvorbu větších semen. Stejný trend se dá nalézt v jednotlivých šešulích – čím blíže ke stopce, tím větší semena a pokud plod dozrával až na konci sezóny, může dojít u těch na špičce k aborcí, protože by se nestihly vyvinout do životaschopnosti (Susko and Lovett-Doust 2000). V jiné studii sledující několik zástupců miříkovitých byla nalezena variabilita rozdílu velikosti mezi nejmenším a největším semenem jednoho druhu od 2,8 do působivého 16 násobku. Tato studie sice jednoznačně nepotvrdila závislost pozice semene v okolíku na jeho velikosti, ale zjistila, že druhy lesní mají v průměru větší a rozrůzněnější semena, než stepní (Hendrix and I-Fang Sun 1989). U druhu *Amaranthus powellii* z čeledi laskavcovitých byly nazelezný maximální rozdíly mezi velikostmi semen z různých populací pouze 1,6 násobné (Brainard et



al. 2007). Jasný vliv má také počet semen v jednom plodu – čím méně, tím větší budou (Wulff 1986). Zajímavým systémem, kterým si druhy například z čeledi hvězdnicovitých zajišťují různorodost potomků, je dimorfismus semen. Na jednom květu jich tvoří dva typy, lišící se ve hmotnosti endospermu, obalů a přívěsků, tudíž efektivitě disperze, rychlosti a míře klíčení (Venable and Levin 1985).

Shrnutí výše zmíněných studií je takové, že míra vnitrodruhové variability je u každého druhu jiná stejně jako vliv prostředí a pozice semene v květenství působí na každý rostlinný druh rozdílně. Studie zabývající se touto variabilitou také ukazují jen přibližný rozsah variability, ne maximální možnou různorodost semen studovaného druhu, protože se například zabývá pouze jednou populací, která se může výrazně lišit od jiné na druhé straně planety nebo sledují pouze jeden faktor ovlivňující velikost semen, ne celý soubor sil běžně působících v přirozeném prostředí všemi směry.

## 2.2 Mezidruhová variabilita

V rostlinné říši se setkáme s ohromnou různorodostí velikostí semen. Variabilita může mezi jednotlivými druhy přesahovat několik řádů, například nejmenší známá semena mají orchideje s hmotností jednoho semene pár miligramů a naopak palma *Lodoicea maldivica* tvoří semena s hmotností okolo 18 kilogramů (Harper 1970). Příslušnost k čeledi vysvětluje různé velikosti semen mezi jednotlivými druhy pouze částečně, protože i když například druhy z čeledi *Lamiaceae* mají mezidruhovou varianci semen poměrně malou, v čeledi *Fabaceae* se naopak objevují rozdíly mnohonásobné (Mazer 1989). Můžou za to rozdíly podmínek v různých habitatech, na které se jednotlivé druhy přizpůsobily svým způsobem. Záleží i na míře disturbance, kdy se druhy malosemenné specializují na rychlejší růst, neinvestují do vegetativních orgánů tak moc, protože nepřežijí kvůli disturbancím déle než jednu sezónu. Jelikož se stihnou jednotlivci rozmnožit pouze jednou za život, sází na větší produkci menších semen lépe šířených větrem, která představují více pokusů o uchycení v prostředí (Leishman and Westoby 1994a). V málo disturbovaných prostředích mají rostliny více času na sbírání živin, volí spíše vegetativní růst a semena tvoří spíše jen jednou za několik sezón, aby využily výhodu sexuálního rozmnožování při vyrovnávání se se selekčním tlakem (Fenner and Thompson 2005). Ve stabilnějších prostředích také selekce favorizuje rostliny, které investovaly více do svého růstu, takže se dokážou vypořádat s okolní kompeticí. K tomu se

v méně disturbovaných místech může přidat investice do dlouhodobě obranných mechanismů před vnějšími vlivy jako třeba dřevnatění.

Rozdíly ve velikostech semen jednotlivých druhů mají také na svědomí podmínky podnebí. Druhy dále od rovníku mají zpravidla menší semena, kvůli kratší vegetativní sezóně a menší intenzitě světla (Moles et al. 2007), což do jisté míry funguje i vnitrodruhově (Bogdziewicz et al. 2019). U tropických rostlin se hlavně předpokládá, že jsou selekčně tlačeny k větším semenům obří konkurencí sousedních druhů, protože experimentální data ukazují, že druhy s většími semeny mají vyšší šanci na přežití v zastíněném prostředí a celkově se lépe vyrovnávají s konkurencí. I výška a růstová forma rostlinného druhu má spojitost s investicí do rozmnožování tím způsobem, že čím větší průměrná výška rostlinného druhu, tím větší semena může tvořit. To je například vidět při srovnání dřevin s travinami (Leishman and Westoby 1994a).

### 3 Faktory ovlivňující vnitrodruhovou variabilitu a její dopady na vlastnosti semen

#### 3.1 Maternální efekt

Environmentální maternální efekt je forma fenotypové plasticity, při které změny podstoupené mateřskou rostlinou v reakci na vnější podmínky ovlivní fenotyp jejich potomků nezávisle na jejich genotypu. Protože jsou rostliny nepohyblivé a nedokážou se v heterogenním prostředí přesouvat na místa, která jim vyhovují nejvíce, maternální efekt může sloužit jako hnací síla, kam by budoucí generace měly posouvat své vlastnosti, aby v konkrétním prostředí přežily. To může zkreslit výsledky pokusů, které sledují, jak efekty prostředí ovlivňují šíření a rozmnožování různých rostlinných druhů, protože při pěstebních pokusech velice záleží na chvilkových důležitých událostech, které působily na matku při tvorbě studovaných semen (Roach and Wulff 1987).

Publikace na toto téma rozlišují 3 kategorie maternálního efektu. První typ, cytoplazmatický genetický, je způsobený během vývoje zárodečného vaku přímým přenesením mateřských plastidů a mitochondrií na potomka. Druhý pochází z endospermu, který obsahuje enzymy a živiny pro vývoj semenáčku. Poslední kategorie maternálního efektu je fenotypová, způsobená tkáněmi obklopujícími embryo a endospermem, které jsou čistě matčiny a jsou ovlivněny vnějšími podmínkami, ve kterých žije. Tkáň plodu, chlupy, přívěšky

a osemení velkou měrou ovlivňují šíření a dormanci semene, a tak jejich variabilita způsobená matkou zásadně ovlivní budoucího jedince (Roach and Wulff 1987).

U druhů s nízkou schopností disperze, například s velkými semeny, je tento jev pro semenáčky v blízkosti mateřské rostliny velice prospěšný, protože jsou na tento typ prostředí připraveni. Semena spadlá dále od matky, na stanovišti s odlišnými podmínkami jsou naopak znevýhodněna sníženým fitness, který by se ale díky maternálnímu efektu měl dalším generacím opět zvýšit (Galloway and Etterson 2007).

### 3.2 Dostupnost živin

Proč ale tvoří rostliny tak rozdílně veliká semena v rámci jednoho druhu a stanoviště, když by se mohlo zdát, že by měly směřovat k tvorbě optimální velikosti semen na život v jejich habitatu? Hlavním důvodem je sice genetická variabilita, ale právě maternální efekt je schopný v reakci na okolní podmínky vlastnosti semen značně změnit. Rozdílný přístup rostliny k živinám může ovlivnit rozdělování asimilátů mezi své potomky. Mají za úkol svým semenům „přibalit“ dostatečné množství stavebních materiálů na tvorbu prvních kořínků a listů, aby měla šanci se usadit na stanovišti, kam byla zanesena. Půda v přírodě není složením zcela homogenní, ale dá se rozdělit na menší plošky, na kterých se liší dostupnost jednotlivých látek. Obrát látek v těchto nepředvídatelných malých zdrojích živin, například organický odpad poskytující dusík, je velice rychlý a už za týden jejich koncentrace může klesnout (Březina et al. 2019). To ukazuje, že přístup k živinám v přírodě je nepředvídatelný a pro každého jedince na jeho mikrostanošti trochu jiný. Například v laboratorních podmínkách, rostliny druhu *Desmodium paniculatum* se zvýšeným přísunem živin tvořily průměrně větší semena než jedinci s méně živinami a zvýšila i jejich variabilita. Dokonce i velikost semene, ze kterého vyrostla matka měla pozitivní vliv na průměrnou hmotnost další generace semen, ale pouze v prostředí chudším na živiny (Wulff 1986).

### 3.3 Dostupnost vody

Dostatek vody je pro rostlinu životně důležitý nejen kvůli ní samotné ke správnému fungování fotosyntézy, ale voda je i médiem, transportující živiny a minerální látky z půdy k rostlinným kořenům a vodivými drahami po celé rostlině. Menší zavlažování rostlin v raném období tvorby semen má za následek menší průměrnou hmotnost uzrálých semen

(Wulff 1986). Sucho má na vlastnosti semen nejvyšší dopad v době, kdy mezi ně mateřská rostlina rozděluje a uskladňuje do nich zásobní látky – sucho neumožňuje efektivní přenos asimilátů a semena vyrostou menší. Pokud působí stres dříve, v rané tvorbě plodu, sníží počet plodů, tudíž i počet semen, ale jejich velikost není ovlivněna, pokud stres ze sucha ve fázi plnění do té doby vymizí. Podobně, sucho v průběhu kvetení donutí rostlinu odhodit část svých květů (Hsiao 1974, Roach and Wulff 1987). To by mohlo znamenat výhodu pro semena z přeživších květů, pokud do doby jejich tvorby nastane opět dostatek vláhy.

### 3.4 Dostupnost světla

Jednotlivé rostlinné druhy by se daly přidělit podle světelných požadavků ke skupině „světlo vyžadující“ nebo „stín tolerující“, ale je to spíše škála než pevné dělení. V rámci jednoho druhu platí, že menší dostupnost světla znamená menší fotosyntetický příjem, nezávisle na tom, jestli to je zrovna druh světlomilný nebo stínomilný, protože rostliny k životu vždy nějaké světlo potřebují. Dostupnost světla se odráží na velikosti semen velice podobně jako dostupnost vody a minerálních látek, jejichž nižší dostupnost také snižuje efektivitu fotosyntézy, takže mateřská rostlina tvoří menší semena (Wulf 1986, Fenner 1992). Spojitost s dostupností světla by mohl mít i vyšší průměrný výnos semen jižních populací v porovnání se severními, a to jak počtem, tak i jejich průměrnou velikostí (Susko and Lovett-Doust 2000). Na mezidruhové úrovni, pokud rozdělíme druhy do výše zmíněných dvou skupin, tropické stín tolerující druhy mají průměrně větší semena než světlo vyžadující. Významná část z nich jsou stromy a dřevnatí rostliny (Metcalfe and Grubb 1995). V temperátních oblastech jsou naopak velkosemenné dřeviny ne tak dobře stín tolerantní. Neznamená to však, že neexistují druhy stín tolerující s malými semeny nebo světlo vyžadující s velkými – relativně široká škála velikostí semen se dá najít v obou skupinách, a proto vlivu dostupnosti světla na velikost semen mezi druhy není dáván moc velký význam.

### 3.5 Obsah vody po dozrání

Semena, u kterých dochází při zrání na mateřské rostlině ke značné ztrátě vlhkosti, se označují jako ortodoxní. Díky tomuto procesu získávají schopnost tolerovat dlouhodobé vysušení například pomocí mnoha ochranných a antioxidačních mechanismů (Berjak 2006). Ve vysušeném stavu můžou vydržet roky až desetiletí, avšak nepřežijí nekonečně dlouho a doba, kdy je semeno v takovém stavu stále životaschopné, je ovlivněna svým obsahem vlhkosti a

okolní teplotou. Je tu určitá hranice vlhkosti semene, pod kterou už další vysušování neprodlužuje výdrž semen, a naopak čím více vody semena obsahují, tím kratší životnost mají (Ellis 2006). Najít souvislost mezi touto hranicí minimální vlhkosti a teplotou, ve které se semena skladovala, se snaží práce prof. Ellise (2006), která se zaměřila konkrétně na dva druhy lučních bobovitých víceletých rostlin. Její výsledky ukazují, že i když tyto hranice byly u každého druhu jiné, v nízkých teplotách (-20°C) na ní moc nezáleželo, protože nebyl nalezen rozdíl v životaschopnosti semen svou vlhkostí blíže nebo daleko nad touto hranicí. Naopak čím vyšší teplota a vlhkost semene při skladování byly, tím rapidnější byl pokles jejich životaschopnosti.

Druhou skupinou, která je na ztrátu vody velice citlivá, jsou semena tzv. rekalitrantní. Ta po dozrání a opuštění mateřské rostliny mají zpravidla vysoký obsah vody od 20 do 50%, přičemž vysušení pod 20% pro ně znamená ztrátu životaschopnosti a může končit úplným zničením. Z toho důvodu dokážou setrávat v semenné bance pouze týdny až měsíce. Rekalitrantním temperátním druhům jsou semena sice schopna klíčit po dobu dvou let, ale nejsou schopny přežít teploty pod bodem mrazu. Většina rekalitrantních druhů je proto z vlhkých tropických a subtropických oblastí a odhazují svá semena v období vyšších srážek, aby co nejvíce zabránili jejich vyschnutí, než vyklíčí (Pritchard et al. 2004).

Tolerance semen jednotlivých druhů rostlin vůči vyschnutí se ve většině případů dá předpovídat na základě jejich velikosti a poměru semenných obalů ku celkové hmotnosti semene se všemi jeho strukturami (Daws et al. 2006). Druhy z rekalitrantní skupiny mají semena větší s tenčími vnějšími obaly v porovnání s ortodoxními. Zároveň jsou také ihned po opuštění mateřské rostliny metabolicky aktivní. Zdá se, že schopnost vysychat je pro tyto druhy nevýhodná, protože jsou v dost vlhkém prostředí po celý rok a s takovouto velikostí semene je riziko predace velké, že se semena snaží co nejdříve vyrůst v méně potravně lákavé semenáčky obsahující těžce stravitelnou celulózu namísto zásobních tuků a škrobů semen. Tlusté semenné obaly by byly podobnou přítěží, protože oddalují klíčení ztížením klíčku prorazit ven (Pritchard et al. 2004).

### 3.6 Interakce s obratlovci

Dalším faktorem, který ovlivňuje vlastnosti semen, je interakce s predátory semen, vedoucí k rozrůznění jejich velikostí namísto tvorby jedné nejschopnější velikosti (Geritz 1998). Pro živočichy je výhodnější se zaměřit na konzumaci větších semen obsahujících více energie po energetické investici do překonání vnějších obalů. Ve studii Brewera (2001) se zjistilo, že semena jedné palmy napadená larvami hmyzu jsou zpravidla menší a ke smůle hlodavců obsahují málo nezhodnoceného endospermu. Pokud by se z tohoto důvodu konzumenti semen zaměřili pouze na jednu velikost semen, bylo by tu riziko, že si vyvinou vnější znaky jako například konkrétní tvar zobáku a nebudou schopni vyhledávat a zpracovávat semena jinak veliká, v případě rozšíření rostlin s odlišnou velikostí semen. Tato interakce je proto obousměrná, podle Geritze (1998) je dokonce koevolucí, protože nutí oba druhy udržovat své znaky rozrůzněné. U rostlin škála velikostí znamená, že alespoň některá semena přežijí do stádia klíčení. U živočichů schopnost konzumace různých velikostí semen zase větší šance, že najdou dostatek potravy. Navíc nebude mít daná rostlina specializovaného predátora svých konkrétně velkých semen a tento tlak se rozloží i na jiné, konkurenční rostliny. Geritz dodává, že rozsah velikostí už není ovlivňován hledacími schopnostmi živočichů, ale že to má na starosti post-predační schopnost semen a semenáčků přežít a množství živin, které má rostlina dostupné pro jejich tvorbu.

Obratlovcí, hlavně malí hlodavci, všechna nalezená a nahromaděná semena nezkonzumují. Stávají se tak i významnými šířiteli semen, protože si semena schovávají pod zem nebo do nor, přičemž menší semena jsou přenášena na delší vzdálenosti. V dobách dostatku upřednostňují požívání větších semen a menší nechávají zahrabané ve skrýších, ve kterých semena mohou setrvat tak dlouho, až vyklíčí (Brewer 2001).

Další skupinou obratlovců, velice důležitou pro šíření semen jsou savci se srstí, značné množství studií tento systém šíření sleduje na kopytnících. Semena se jim přichytí na povrch těla (srst nebo kopyta) nebo jsou sežrána a tímto způsobem šířena na velké vzdálenosti i mezi špatně přístupnými habitaty pro jiné disperzní metody. Aby rostliny zefektivnily šíření potomků epizoochoricky, vytváří jejich semena například výrůstky na povrchu, často zahnuté do háčku. Tento znak ale není výhradně potřebný, protože mezi znaky semen, šířených kopytníky, jsou protáhlý tvar, přívěsky háčkové i rovné a výška, uvolnění semen z mateřské rostliny nad 20 cm. Na druhé straně endozoochoricky šířená semena mají spíše zakulacený

tvár bez přívěšků a uvolňují se z mateřské rostliny níže, než 20 cm nad zemí (Albert et al. 2015a). Přežvýkavci šířená semena jsou v průměru menší, než jimi nešířená (Albert et al. 2015b), protože díky jejich nižší hmotnosti na živočichovi setrvají déle. Semena větší mají naopak větší šanci na to být zničena rozžvýkáním. Také by tu mohl hrát roli trade-off mezi velikostí semen a jejich množstvím, kdy rostliny s menšími semeny si jich mohou dovolit vytvořit více, a proto má více šancí, že budou semena kopytníkem při pastvě nabrána (Brunn 2006).

### 3.7 Interakce s bezobratlými

Pokud se nalezeného semene zmocní mnohonásobně větší živočich, který ho vyhledal cíleně kvůli obživě, prakticky to znamená jeho konec. Ale co když ho napadnou miniaturní hmyzí larvy? Jestliže nejsou schopny díky jejich velikosti sežrat významnou část děložních lístků, semenáček může i přes napadení vyrůst. Ve studii, co kromě tuhosti vnějších obalů a chemické obrany zvyšuje šanci na přežití semen dubu *Quercus ilex* byla nalezena jasná závislost na jejich velikosti. Čím větší žalud byl (hmotnostně), tím větší šanci měl, že přežije napadení larvou nosatce *Curculio spp.* (Bogdziewicz et al. 2019). Díky tomu, že samice kladly vajíčka po jednom a vybíraly si především semena nenapadená, se nestalo očekávané z případu obratlovců, že by nosatci cíleně vyhledávaly největší semena, které by několikanásobné napadení už jistě zničilo. Zároveň se u těchto dubů projevila závislost velikostí semen na zeměpisné šířce (Moles et al. 2007), takže největší šanci na přežití napadení měly v pozorování semena blíže rovníku. Navíc, i když ztráta zásobních látek a části děložních lístků znamenala zhoršení životaschopnosti semenáčeků, stále byly větší než z menších semen, díky většímu absolutnímu množství nepoškozeného kotyledonu (Bonal et al. 2007). Studie zatím jednoznačně neukazují, že by některé rostliny cíleně vyráběly větší semena na dřívější nasycení larev, než by se prokousaly až na důležité části pro vývoj semenáčku, ale budoucí výzkum by se mohl pokusit blíže vysvětlit procesy vedoucí k takové toleranci predace semen.

Některý hmyz napadá semena ještě před jejich dozráním a pokud tato semena přežijí, budou po dozráním menší než nenapadená. To není z důvodu, že by si hmyz vybíral menší, ale jejich působení ztěžuje a poškozuje vývoj semen. To potom ovlivňuje zkušené jedince malých obratlovců při hledání potravy, kteří se při své preferenci větších semen v období dostatku vyhýbají malým semenům kvůli riziku, že napadení larvami poškodilo větší část endospermu nebo se do nich dostala plíseň (Brewer 2001).

### 3.8 Opylení

Opylení vede k jednomu z mnoha momentů ve vývoji semen, kdy se určuje jejich různorodost. Otcovské rostliny závodí o oplození co největšího počtu vaječných buněk a předání své genetické informace, u krytosemenných se tak děje na úrovni pylových láček, jejichž úspěšnost je určena rychlostí, kterou dosáhnou obsah semeníku. Co se týče variance velikostí semen, jeden nebo více donorů pylu na ni nemá žádný velký vliv (u divoké ředkve; Marshall 1988). Ale velikost semen, které mateřská rostlina vyprodukuje, spojená s původem pylu je. Ze studií, zabývajících se, jak velikost semen ovlivňuje, jestliže pyl pochází od jedné nebo více otcovských rostlin, se však nedá vyčíst žádná jasná jednosměrná souvislost platná pro všechny rostliny. Některé druhy vytváří větší semena, pokud drtivou většinu semen v plodu oplodní pyl pocházející od jedné otcovské rostliny a zbylou malou část od druhé. Pokud se tento poměr dvou zdrojů pylu vyrovná, semena tvoří najednou menší (Burkhardt 2009). Jiné druhy naopak tvoří při opylení květů pylem z jediné otcovské rostliny semena menší než rostliny přenechané přirozeným opylovačům, které velikostí nepředčí ani ty ze směsi pylů od tří donorů (Bañuelos 2003). U některých druhů rostlin důkladnější opylení (opylení většího procenta květů, než se děje přirozeně) znamená zmenšení semen (Stanton 1987) nejspíše proto, že rostlina má jen určité množství asimilátů, které je připravena rozdělit mezi svá semena, a proto zde existuje nepřímá úměra mezi počtem a velikostí semen.

### 3.9 Sousedící rostliny

Velká semena skýtají výhodu v kompetici jak mezi, tak i vnitrodruhově. Pod tlakem kompetice jejich vlastního druhu, rostliny mění hmotnost tvořených semen, a to v závislosti na druhu jak jedním, tak druhým směrem (Germain et al. 2019). Autoři studie tímto jevem se zabývající, Germain a spol., to vysvětlují tím, že každý druh si vyvinul jinou strategii vypořádávání se s kompeticí vyvážením dvou vlastností semen způsobenou velikostí – disperze a kompetice. Druhy, které na kompetici reagují zmenšením semen proto považují za schopnější se rozšířit daleko od místa se silnou kompeticí a dlouho přežít v semenné bance, a naopak druhy se zvětšujícími se semeny shledávají lepšími kompetitory, odolnými stresu prostředí. Zajímavé je také podotknout, že v případě heterospecifické kompetice záleží na příbuznosti kompetitora, přičemž příbuznější způsobuje silnější změnu hmotnosti semen.



Podobný pokus sledující mezidruhovou kompetici však v případě hmotnosti semen ukázal jinou reakci. Osamocení jedinci traviny *Bromus madritensis*, pěstování v monokulturách 14 druhů rostlin, vedle kterých běžně rostou ve volné přírodě, neměnili průměrnou velikost semen, ale snížili jejich variabilitu velikostí. Malé semenáčky by si v místech s vysokou kompeticí kvůli své menší zásobě energie ze semen vedly špatně, a tak rostlina začne živiny rozdělovat rovnoměrněji, čímž zvýší kompetiční šance každého z nich. Možná by se to dalo považovat za kompenzaci snížení počtu tvořených semen při horší dostupnosti živin. Bez kompetice se variabilita jejich semen naopak zvýšila, aby se semenáčky mohli uchytit v širším rozmezí podmínek prostředí. (Violle et al. 2009). Při kompetici dvou druhů také hrají důležitou roli jejich vegetační sezóny. Například při růstu ječmenu a ovsu na stejném poli, jeden druh dozrává a odumírá v době plnění semen toho druhého. Ječmen přestává využívat fotosyntetické struktury i vodu a už nekonkuruje ovsu, který získá více zdrojů pro svá semena a vytvoří je větší, než kdyby rostl v monokultuře (De Wit 1960).

#### 4 Kompromisy spojené s velikostmi semen (trade-offs)

Každá rostlina investuje jen určité množství živin do reprodukce, takže musí najít rovnováhu mezi velikostí svých semen a počtem, kolik jich je schopna uživit do stádia zralosti. To je také ovlivněno tím, kolikrát za život bude kvést. Druhy monokarpické v podstatě střežují celý svůj život na jeden set potomků, na kterých závisí její fitness. Polykarpické druhy na druhou stranu nemusí tolik investovat do rozmnožování, pár neúspěšných sezón pro ně není fatální snížení fitness (Fenner and Thompson 2005). Proto druhy monokarpní produkují v průměru ročně více semen, než polykarpní (Šerá and Šerý 2004). To by mohlo znamenat, že se těmto druhům vyplatí tvořit velké množství semen, aby alespoň pár jedinců mělo šanci dopadnout do vhodného prostředí, i když budou mít každý malé zásoby.

Na rostliny, které používají k disperzi svých semen vítr a vodu, působí selekční tlak, aby vytvářely semena menší, s velkým povrchem ku jejich hmotnosti. Aby i přesto svým potomkům přibalily dostatek energie na zřízení prvních potřebných pletiv, musí v zásobních látkách zvýšit poměr tuků, za cenu vyšší náročnosti syntetizovat lipidy, než uhlovodíky a bílkoviny. To dokazuje studie 770 druhů (Lokesha et al. 1992), která našla jasnou nepřímou úměru velikosti a proporce tuků naproti uhlohydrátům u větrem šířených semen, při porovnávání se šířenými pasivně. Stejně menší velikosti a vyšší obsah tuků se prokázalo i u rostlin, které tvoří plody a šíří se pomocí zvířat – autoři se domnívají, že to je selekcí ze strany živočichů, kteří zkonzumují

spíše plody pro ně výhodnější, ty, které mají menší poměr nestravitelných semen na dužninu plodu.

Trade-off mezi velikostmi semen a jejich počtem z jedné mateřské rostliny se stal v poslední době důležitým tématem pro zemědělce. V dávné minulosti se zvyšoval výnos obilovin zvyšováním velikostí semen pomocí cílené selekce největších zrn. V nedávné době se maximalizace obilné produkce zaměřovala na šlechtění druhů, které investují více do počtu semen a méně do nadzemních částí, takže při porovnání se staršími druhy mají větší obilný výnos, ale tvoří méně slámy (Austin et al. 1980). Dnes zemědělství naráží na limit, kdy už není možné takto vytvářet ještě výnosnější druhy, protože by neměly dost nadzemních fotosyntetických ploch na výživu a mechanickou podporu takového množství semen a kdyby ano, začala by brzdit zvýšení výnosů na jednotku plochy vnitrodruhová kompetice. Zatím nejsou reálné způsoby, jak zefektivnit rostlinnou fotosyntézu, a tak se hledají jiné způsoby. Bustos-Korts a její tým (2013) zkusila cílené křížení pšenice nesoucí geny pro vysoký počet zrn ale malé klasy s linií tvořící velká zrna o malé hustotě na klasu. Povedlo se jim tím snížit efekt trade-offu a vytvořit křížence s výnosem až o třetinu vyšším, než měly jejich rodiče (Bustos-Korts et al. 2013). Takto úžasný výsledek by se však měl brát pouze jako nastínění směru, kterým by se další výzkumy měly ubírat, protože jiné rostlinné druhy nemusí nést podobné výsledky.

## 5 Raný život semenáčku

### 5.1 Klíčení

Klíčení je zlomovým bodem v existenci semene, jehož jediným cílem je vyklíčit ve správnou dobu a vytvořit ze svých zásob v semeni životaschopný semenáček. Je to proces nezvratný a jakmile klíčení začalo, embryo se už musí pokusit dokončit přechod z tohoto nejzranitelnějšího stadia do vegetační fáze, kdy bude mladá rostlina schopna syntézy svých stavebních materiálů. Správné načasování má na starosti množství různých mechanismů, které rozpoznávají určité vlastnosti prostředí a v reakci na ně regulují klíčení. Selektce zvyhodňuje semena s přesnějšími mechanismy, které snižují pravděpodobnost, že by se po vyklíčení muselo potýkat s nevhodným prostředím pro vývoj semenáčku (Angevine and Chabot 1979).

Obecně platí pravidlo čím větší je investice do potomka, v tomto případě zásobních látek semene, tím větší bude mít fitness. Větší semena totiž tvoří semenáčky s větší biomasou, jsou schopné lépe kompetovat a to jak mezi, tak i vnitrodruhově a očekává se, že v dospělosti dosáhnou vyšší úrodnosti, než jejich sourozenci z menších semen. Mezidruhově záleží na tom, že se dají krytosemenné druhy rozdělit na hypogeické a epigeické druhy. Semenáčky hypogeických druhů s dělohami schovanými pod zemí využívají tento zbytek semen jako zásoby živin a zpravidla pocházejí z větších semen než epigeické, kteří dělohy rostoucí nad zemí používají k fotosyntéze (Fenner and Thompson 2005, Ng 1978). Význam velikostí semen (a děloh po nich zbylých po vyklíčení) pro semenáčky je dobře vidět v pokusu Milberga a Lamonta (1997), sledující jejich odstranění. Velkosemenné druhy přežívají hůře bez svých děložních lístků na rozdíl od malosemenných, růst kořenů i nadzemních částí je u nich horší stejně jako růst s nedostatkem živin. To ukazuje, že velká semena poskytují svým semenáčkům určitou míru soběstačnosti v nedostatku a v dostatku je to značný náskok pro růst. Malá semena se naopak musí co nejrychleji začít čerpat potřebné látky z okolí, zaměřují se na rychlou tvorbu kořenů a fotosyntetických struktur, takže ztráta děloh pro ně není takovým problémem.

Hlavním z faktorů, které navozují klíčení semen je teplota, se světlem a vlhkostí v těsném závěsu (Baskin and Baskin 1988). Baskinovi ve své studii klíčivosti temperátních bylin zjistili, že semena druhů s nepropustným vnějším obalem pro vodu běžně nemají dormantní embrya a s klíčením čekají až na vstřebání vody, kterému předchází porušení obalu vnějšími vlivy. Letní druhy, klíčí na jaře nebo v létě tvoří semena dormantní, která si potřebují projít zimním obdobím nízkých teplot po dozrání, aby poté vyklíčili se sezónním zvýšením teplot. Naopak druhy se semeny klíčícími pozdě v létě nebo na podzim potřebují po dozrání vysoké teploty a ukončují dormanci při snížení teplot.

Většina známých rostlinných druhů tvoří semena s různou klíčivostí, a to jak v rámci populací, tak i na jedné mateřské rostlině. Zajišťují si tak vyklíčení pouze části svých potomků, aby se vyhnuli nevyzpytatelným výkyvům prostředí. Kdyby všechna její semena vyklíčila v jednu dobu, mohly by všechny mladé semenáčky být zničeny například nečekanou změnou podmínek prostředí. Rostliny ze suchých oblastí potřebují tvořit takto rozdílná semena, aby zabránily svému vymření, pokud po vydatném dešti následuje dlouhé nehostinné období sucha, a ne očekávaná vegetační sezóna. Tomu například může rostlina zabránit dimorfismem

semen, kdy ta s tenčím osemením sice vyklíčí a následně odumřou suchem, ale ta s tlustšími obaly nenasají za jeden déšť dostatek vody na zahájení klíčení (Venable and Levin 1985). Příčinou kromě genetické variability jsou podmínky, za kterých mateřská rostlina semena vytvářela a semena dozrávala (Fenner 2000). Maternální efekt způsobený prostředím může být pro rostlinu výhodný, pokud ovlivňuje vlastnosti vyvíjejících se semen takovým způsobem, že mateřské rostlině zvyšuje fitness.

Tvořit různě velká semena je pro rostlinu jasným přizpůsobením na rozmanité, měnící se podmínky prostředí. Jednotlivé velikosti semen jsou uzpůsobené na klíčení v různé doby nebo po konkrétních událostech. Schopnost semenáčku prorazit na povrch je ovlivněna velikostí jeho energetických rezerv i vlastnostmi stanoviště, kam dopadlo. Pokud klíčí ve stejných podmínkách, ve většině případů druhy s většími semeny prorážejí na povrch později ale ve vyšší míře než malá semena. Více stavebního materiálu znamená úspěšné vyklíčení z větších hloubek (Jurado nad Westoby 1992). Reader (1993) experimenty zjistil, že odstraněním vrchní vrstvy půdy se zvýšila šance vzcházení semenáčků u druhů rostlin s malými semeny (<1,4 mg) větší měrou než s většími. Naopak u druhů s velkými semeny pomohlo sledovaná políčka zakrýt klecí proti predátorům semen, v tomto případě myším a ptákům, přičemž menší semena na toto téměř vůbec nereagovala. Dá se tedy usuzovat, že menší semena nejsou schopna vytvořit tak dlouhý klíček a čekají až se dostanou vrstvami půdy na povrch, třeba po disturbanci. Na druhou stranu nejsou tak ohrožovány predátory, takže zůstávají v semenné bance na další vegetační sezóny. Po průchodu stratifikací, která se děje ve vyšších vrstvách půdy těsně pod povrchem, kam dosáhne živelné působení, vyklíčí. Granivoři ve studiích vykazují určitý stupeň preference větších semen nad menšími, protože jsou kvůli většímu objemu často nutričně výhodnější. Nutno dodat, že to neplatí u všech druhů rostlin, ani živočichů, protože například mravenci při shánění potravy si mezi velikostmi semen nevybírají. Ti si vybírají podle druhu, proto semena prosa často volí i před divokými druhy se semeny většími, kvůli jejich obsahu živin (Kelrick 1986). Působení živočichů živících se semeny je proto v oblastech jejich rozšíření důležitým faktorem ovlivňující růst rostlinných populací. V rámci jednoho druhu vztah mezi velikostí semen a úspěšností prorazit z půdy může vypadat různě. Některé druhy mají úspěšnější klíčení u větších semen, u některých malá semena klíčí hůře jen v husté vegetaci a u jiných druhů velikost semen neovlivňuje míru klíčení vůbec (Gross 1984).

## 5.2 Vývoj semenáčů

Velikost semene je spojována s množstvím zásob energie a stavebních materiálů na klíčení a vývoj semenáčku a to určuje, jak velké kořeny a nadzemní fotosyntetické struktury si bude moci semenáček po vyklíčení zařídit. Překvapivé by ale mohlo být zjištění několika studií, že semena větší tvoří sice větší semenáčky, ale mají pomalejší relativní míru růstu, což je míra zvýšení celkové sušiny vzhledem k počáteční velikosti semenáčku (Jurado and Westoby 1992, Hunt 2003). Gross (1984) pokusy zjistila, že toto platí pouze v prostředí zastíněném kompeticí, bez ní relativní míru růstu mají vyšší naopak druhy s menšími semeny. To je další důkaz, že menší semena pro semenáčky představují výhody v růstu na disturbovaných nebo holých stanovištích a velká naopak na místech s vysokou kompeticí o zdroje.

Vliv pozice semen na rostlině na jejich individuální velikosti by se dal popsat jako soupeření sourozenců o zdroje matky. Při porovnávání semen z jedné miříkovité rostliny, *Peucedanum oreoselinum*, ty pocházející z primárního okolí jsou v průměru větší než na sekundárním odvětví. Také semenáčky z nich vyrostlé tvoří kořeny i nadzemní výhonky větší hmotnosti, což by mohlo naznačovat, že jsou semenáčky z větších semen životaschopnější (Kołodziejek 2017). Ve studích Suska (2000) sledující postupný vývoj plodů rostlin druhu *Alliaria petiolata*, semena na bázích květenství i jednotlivých šišulí byla větší, klíčila později a dělala kratší a těžší semenáčky. Jedním z důvodů tohoto jevu může být jednoduché pravidlo „kdo dřív přijde“. Semena, která začala s vývojem dříve dostanou více z mateřských zásob a na pozdní už nemusí být dost živin kvůli konci sezóny a horší dostupnosti vody nebo síly fotosyntézy. Je možné, že rozdělování živin mohou nějak ovlivňovat i samotná semena, ale jakými mechanismy by musely prozkoumat další studie (Susko and Lovett-Doust, 2000). Takovéto výhody u semenáčků v průběhu růstu však postupem času mizí a velikostní rozdíly se mohou stát nakonec nesignifikantními (Houssard and Escarré 1991).

Výhody, které mají větší semena nad menšími vnitrodruhově se dají najít i mezidruhově. Druhy s průměrně většími semeny mají větší úspěšnost přežití semenáčků po vyklíčení v suchých podmínkách. Jedním z důvodů může být jejich schopnost vytvořit si větší kořeny, úměrně s velikostí semene, takže jejich kořeny přirozeně dosáhnou hlouběji než semenáčky druhů s malými semeny. Některé druhy dokonce reagují na nízkou vlhkost přímým prodloužením kořenů (Leishman and Westoby 1994b). Velkosemenné druhy také mají větší šanci přežít ztrátu fotosyntetických struktur například ožerem (Armstrong and Westoby 1993).

Větší semena jsou brána jako výhoda pro semenáček v podobě větších energetických zásob v případě chvilkového nedostatku látek potřebných k vývoji. V místech velkého zastínění, například deštné pralesy, to umožňuje semenáčku přežít do doby, než se objeví mezeře v porostu (Foster 1986). Druhy s menšími semeny se na toto přizpůsobily zpožděním klíčení, dokud se semena sama neocitnou v osvětlené mezeře v porostu, což je podobná strategie jako u ranných kolonizátorů po disturbanci.

## 6 Závěr

Variabilita velikostí semen v rámci jednotlivých druhů je důkazem, že je rozrůzněnost potomků pro rostliny důležitá. I když větší velikost semene nemusí být vždy sama výhodou, v nějakých situacích s obratlovci dokonce nevýhodou, roste s ní množství zásobních látek, které má semenáček k dispozici od své mateřské rostliny, což zvyšuje jeho šanci na vyrovnání se se stresovými reakcemi po vyklíčení a dělá z nich lepší konkurenty. Menší semena jsou naopak výhodná pro vyhnutí se nevhodným podmínkám ke klíčení a vývoji disperzí nebo přečkáním v semenné bance. K tomu díky jejich nižší ceně výroby jich rostlina může vyrobit více, což se hodí na riziková a vysoce disturbovaná stanoviště. O velikosti semene rozhoduje mnoho faktorů, jako třeba genetická variabilita, maternální efekt, interakce s živočichy i jinými rostlinami a mnoho dalších, které zatím nejsou dobře prozkoumané. Tito činitelé ovlivňují velikosti semen vnitro i mezidruhově stejným směrem, ale míra jejich dopadu se liší druh od druhu, a dokonce i různé populace jednoho druhu nemusí reagovat stejně. Pokud bychom chtěli do budoucna lépe pochopit ekologické procesy ovlivňující druhové složení společenstev i ekosystémů, je potřeba více studií zabývajících se vnitrodruhovou variabilitou mezi jednotlivými druhy rostlin. Další studium variability velikostí semen a vlastností, které ovlivňuje by také mohly být užitečné při ochraně ohrožených druhů, protože pokud se mají semenáčky uchytit a dát vzniku stabilní populaci, je potřeba semen s různými vlastnostmi.

## Seznam použité literatury

- Albert, A. & Mårell, A. & Picard, M. & Baltzinger, Ch. (2015a) Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential. *Ecography*, 38(5), 440-449. doi:10.1111/ecog.00709
- Albert, A. & Auffret, A. & Cosyns, E. et al. (2015b) Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: A trait-based meta-analysis. *Oikos*, 124(9) 1109-1120. doi:10.1111/oik.02512
- Alpert, P. (1996). Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *Journal of Ecology*, 84(3), 395-406. doi:10.2307/2261201
- Angevine, M.W. & Chabot, B.F. (1979) Seed germination syndromes in higher plants. In: Solbrig O.T. & Jain S. & Johnson G.B. & Raven P.H. (eds) *Topics in Plant Population Biology*. Palgrave, London. doi:10.1007/978-1-349-04627-0\_9
- Armstrong, D. P. & Westoby, M. (1993) Seedlings from large seeds tolerated defoliation better: A test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology*, 74(4), 1092–1100. doi:10.2307/1940479
- Austin, R. B. & Bingham, J. & Blackwell, R. D. & Evans, L. T. & Ford, M. A. & Morgan, C. L. & Taylor, M. (1980). Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *The Journal of Agricultural Science*, 94(3), 675–689. doi:10.1017/s0021859600028665
- Bañuelos, M. & Obeso, J. (2003) Maternal provisioning, sibling rivalry and seed mass variation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*, *Evolutionary Ecology*, 17(1), 19-31 doi:10.1023/A:1022430302689
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (1988) Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany*, 75(2), 286–305. doi:10.2307/2443896
- Berjak, P. (2006) Unifying perspectives of some mechanisms basic to desiccation tolerance across life forms. *Seed Science Research*, 16(1), 1–15. doi:10.1079/ssr2005236
- Bogdziewicz, M. & Espelta, J. M. & Bonal, R. (2019) Tolerance to seed predation mediated by seed size increases at lower latitudes in a Mediterranean oak, *Annals of Botany*, 123(4), 707-714, doi:10.1093/aob/mcy203
- Bonal, R. & Muñoz, A. & Díaz, M. (2007) Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. 21(3), 367–380. doi:10.1007/s10682-006-9107-y
- Boublenza, I. & Haitoum, A. & Ghezlaoui, S. & Mahdad, Y. & Vasai, F. & Chemat, F. (2019). Algerian carob (*Ceratonia siliqua L.*) populations. Morphological and chemical variability of their fruits and seeds. *Scientia Horticulturae*. 256. 108537. doi:10.1016/j.scienta.2019.05.064.
- Brainard, D. C. & DiTommaso, A. & Mohler, C. L. (2007). Intraspecific variation in seed characteristics of Powell Amaranth (*Amaranthus Powellii*) from habitats with contrasting crop rotation histories. *Weed Science*, 55(3), 218–226. doi:10.1614/ws-06-134.1
- Brewer, S.W. (2001) Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos*, 92(2), 245-255. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.920206.x
- Bruun, H. H. & Poschlod, P. (2006) Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? *Oikos*, 113(3), 402-411. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14114.x

- Březina, S. & Jandova, K. & Pecháčková, S. & Skalova, H. & Krahulec, F. & Herben, T. (2019) Nutrient patches are transient and unpredictable in an unproductive mountain grassland. *Plant Ecology*, 220(1), 111-123. doi:10.1007/s11258-019-00906-3.
- Burkhardt, A. & Internicola, A. & Bernasconi, G. (2009) Effects of pollination timing on seed paternity and seed mass in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae), *Annals of Botany*, 104(4), 767-773. doi:10.1093/aob/mcp154
- Bustos, D. V. & Hasan, A. K. & Reynolds, M. P. & Calderini, D. F. (2013) Combining high grain number and weight through a DH-population to improve grain yield potential of wheat in high-yielding environments. *Field Crops Research*, 145, 106–115. doi:10.1016/j.fcr.2013.01.015
- Daws, M. I. & Garwood, N. C. & Pritchard, H. W. (2006). Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: a probabilistic model based on two seed traits and 104 species. *Annals of botany*, 97(4), 667–674. doi:10.1093/aob/mcl022
- De Wit, C.T. (1960) On Competition. *Verslagen Landbouwkundige Onderzoekigen*, 66, 1-82.
- Duchoslavová, J. & Jan J. (2018) The direction of carbon and nitrogen fluxes between ramets in *Agrostis stolonifera* changes during ontogeny under simulated competition for light. *Journal of Experimental Botany*, 69(8), 2149-2158. doi:10.1093/jxb/ery068
- Ellis, R. H. (2006) Temperature Sensitivity of the low-moisture-content limit to negative seed longevity-moisture content relationships in hermetic storage. *Annals of Botany*, 97(5), 785–791. doi:10.1093/aob/mcl035
- Fenner, M. (1992) Environmental influences on seed size and composition. *Horticultural Reviews*, 183-213. doi:10.1002/9780470650509.ch5
- Fenner, M. (2000) Seeds the ecology of regeneration in plant communities. *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed. 77-78. Wallingford, UK: CABI Pub. doi:10.1079/9780851994321.0000
- Fenner, M. & Thompson, K. (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Foster, S. A. (1986) On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. *52(3)*, 260–299. doi:10.1007/bf02860997
- Galloway, L. F. & Etterson, J. R. (2007) Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science (New York, N.Y.)*, 318(5853), 1134–1136. doi:10.1126/science.1148766
- Geritz, S. A. (1998) Co-evolution of seed size and seed predation. *Evolutionary Ecology* 12(8), 891–911. doi:10.1023/A:1006551720526
- Germain, R. M. & Grainger, T.N. & Jones, N.T. & Gilbert, B. (2019) Maternal provisioning is structured by species' competitive neighborhoods. *Oikos*, 128: 45-53. doi:10.1111/oik.05530
- Gross, K. L. (1984) Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology*, 72(2), 369–387. doi:10.2307/2260053
- Harper, J. L. & Lovell, P. H. & Moore, K. G. (1970) The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 327–356. doi:10.1146/annurev.es.01.110170.001551
- Harper, J. L. (1977) *Population biology of plants*. London ; New York : Academic Press



- Hendrix, S. D. I-Fang Sun (1989) Inter- and intraspecific variation in seed mass in seven species of umbellifer. 112(3), 445–451. doi:10.1111/j.1469-8137.1989.tb00336.x
- Houssard, C. & Escarré, J. (1991) The effects of seed weight on growth and competitive ability of *Rumex acetosella* from two successional old-fields. 86(2), 236–242. doi:10.1007/bf00317536
- Hsiao, T. C. & Acevedo, E. (1974) Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. 14(1-2), 59–84. doi:10.1016/0002-1571(74)90011-9
- Hunt, R. (2003) Encyclopedia of Applied Plant Sciences | GROWTH AND DEVELOPMENT | Growth Analysis, Individual Plants. 579–588. doi:10.1016/b0-12-227050-9/00028-4
- Jurado, E. & Westoby, M. (1992) Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology*, 80(3), 407–416. doi:10.2307/2260686
- Jurik, T.W. (1985) Differential costs of sexual and vegetative reproduction in wild strawberry populations. *Oecologia* 66, 394–403. doi:10.1007/BF00378305
- Kelrick, M.I. & MacMahon, J.A. & Parmenter, R.R. et al. (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia*, 68, 327–337. doi:10.1007/BF01036734
- Kołodziejek, J. (2017) Effect of seed position and soil nutrients on seed mass, germination and seedling growth in *Peucedanum oreoselinum* (Apiaceae). 7(1). doi:10.1038/s41598-017-02035-1
- Leishman, M. R. & Westoby, M. (1994a) Hypotheses on seed size: Tests using the semiarid flora of western New South Wales, Australia. *The American Naturalist*, 143(5), 890–906. doi:10.1086/285638
- Leishman, M. R. & Mark Westoby, M. (1994b) The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions -- Experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 82(2), 249–258. doi:10.2307/2261293
- Lokesha, R. & Hegde, S.G. & Shaanker, R. U. & Ganeshiah, K. N. (1992) Dispersal mode as a selective force in shaping the chemical composition of seeds. 140(3), 520-525. doi: 10.1086/285425
- Marshall, D. L. (1988). Postpollination effects on seed paternity: Mechanisms in addition to microgametophyte competition operate in wild radish. *Evolution*, 42(6), 1256–1266. doi:10.1111/j.1558-5646.1988.tb04185.x
- Marshall, C. (1990) Source-sink relations of interconnected ramets. In Van Groendael, J. & De Kroon, H. *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB Academic Publishing, The Hague
- Mazer, S. J. (1989) Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs*, 59(2), 153–175. doi:10.2307/2937284
- Metcalf, D. J. & Grubb, P. J. (1995) Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany*, 73(6), 817–826. doi:10.1139/b95-090
- Milberg, P. & Lamont, B. B. (1997) Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. 137(4), 665–672. doi:10.1046/j.1469-8137.1997.00870.x

- Moles, A. & Ackerly, D. & Tweddle, J. & Dickie, J. & Smith, R. & Leishman, M. & Mayfield, M. & Pitman, A. & Wood, J. & Westoby, M. (2007) Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 109 - 116. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x
- Muir, A. M. (1995) The cost of reproduction to the clonal herb *Asarum canadense* (wild ginger). *Canadian Journal of Botany*, 73(10), 1683–1686. doi:10.1139/b95-182
- Ng, F. S. P. (1978). Strategies of establishment in Malayan forest trees. In *Tropical Trees as Living Systems*, ed. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmerman, Cambridge: Cambridge University Press, 129-162.
- Pritchard, H. W. & Daws, M. I. & Fletcher, B. J. & Gamene, C. S. & Msanga, H. P. & Omondi, W. (2004) Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany*, 91(6), 863–870. doi:10.3732/ajb.91.6.863
- 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*, 81(1), 169–175. doi:10.2307/2261232
- Roach, D. A. & Wulff, R. D. (1987) Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 209–235. doi:10.1146/annurev.es.18.110187.001233
- Slade, A. & Hutchings, M. (1987) Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 75(4), 1023-1036. doi:10.2307/2260311
- Stanton, M. L. (1984) Seed variation in wild radish: Effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*, 65(4), 1105-1112. doi:10.2307/1938318
- Stanton, M. & Berezky, J. & Hasbrouck, H. (1987) Pollination thoroughness and maternal yield regulation in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *Oecologia*. 74. 68-76. doi:10.1007/BF00377347
- Susko, D. & Lovett-Doust, L. (2000) Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American journal of botany*. 87(1), 56-66. doi:10.2307/2656685
- Šerá, B. & Šerý M. (2004) Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. 39(1), 27–40. doi:10.1007/bf02803262
- Venable, D. L & Levin, D. A. (1985) Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*: I. Achene structure, Germination and Dispersal. *Journal of Ecology*, 73(1), 133–145. doi:10.2307/2259774
- Violle, C. & Castro, H. & Richarte, J. & Navas, M.-L. (2009) Intraspecific seed trait variations and competition: passive or adaptive response? *Functional Ecology*, 23(3) 612-620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01539.x>
- Wulff, R. (1986) Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: I. Factors affecting seed size. *Journal of Ecology*, 74(1), 87-97. doi:10.2307/2260350