

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Biologie



Vliv hospodaření na rozšíření a dynamiku druhu *Dactylorhiza majalis*

*(Influence of management to the distribution and dynamic od species
Dactylorhiza majalis)*

Bakalářská práce
Autor práce: Jana Novotná
Vedoucí práce: Doc. Mgr. Zuzana Münzbergová, Dr.
Praha 2012

Prohlášení:

Svým podpisem stvrzuji, že jsem závěrečnou práci vypracovala samostatně pod odborným dohledem vedoucího práce a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu.

V Praze 27.8. 2012

1 Obsah

1. Obsah	3 str.
2. Úvod	4 str.
3. Rešerše	7 str.
3.1. Populační studie	7 str.
3.2. Druhy hospodaření	8 str.
3.3. Studovaná skupina	8 str.
3.3.1. Systematické zařazení druhu	8 str.
3.3.2. Fytogeografie	9 str.
3.3.3. Mykorhiza	10 str.
3.3.4. Rozmnožování	12 str.
3.3.4.1. Opylování	13 str.
3.3.4.2. Dormance a její důsledky	14 str.
3.3.4.3. Semena	15 str.
3.4. Charakteristika druhu	15 str.
3.4.1. Stanoviště	16 str.
3.5. Území zájmu – CHKO Slavkovský les	16 str.
4. Navazující práce	19 str.
4.1. Započatá práce	20 str.
4.1.1. Mapování	21 str.
4.1.2. Lokality	21 str.
4.1.3. Značení rostlin	22 str.
4.3.4. Problémy	23 str.
5. Závěr	25 str.
6. Abstrakt	26 str.
6.1. Abstrakt - Čj	26 str.
6.2. Abstrakt - Aj	27 str.
7. Seznam literatury	28 str.

2 Úvod

Člověk vždy ovlivňoval krajinu kolem sebe a přeměňoval ji ke svému užitku a obrazu. V posledním století jsou však změny čím dál větší a drastičtější, zvláště pokud jde o intenzifikaci hospodaření. To ovlivňuje složení mnohých rostlinných společenstev, může narušovat životní cyklus jednotlivých druhů a propletené vztahy mnohých organismů, které se z běžných mohly stát vzácnými a ohroženými. Proto je důležité věnovat energii na výzkum těchto změn na vzácných druzích, identifikovat důvody ohrožení a snažit se zachovat druhové bohatství krajiny (Novotná 2008).

Mnoho vzácných rostlin je možné najít mezi orchidejemi.

Orchideje, čeleď *Orchideaceae*, patří do krytosemenných rostlin (*Magnoliophyta*), třídy jednoděložných (*Liliopsida*) a je považována za bazální skupinu řádu *Asparagales*.

Svým druhovým bohatstvím představují přibližně 10 % předpokládaných druhů krytosemenných rostlin (Weston a kol. 2005). Vyskytují se prakticky všude, kde je možné, aby rostly cévnaté rostliny – od hranic polárního kruhu až po nejsušší pouště. Dokázaly se přizpůsobit vysokým teplotám, přečkat mrazy i období sucha. Mají jak epifytické druhy, tak terestrické či liánovité druhy a přechody mezi oběma. A přesto jsou mnohé druhy orchidejí ohrožené činností člověka, ať už nadměrným průmyslovým sběrem (Liu a kol. 2010), či narušením přirozených stanovišť.

Nejen díky výše zmíněným vlastnostem, ale i díky krásnému vzhledu a oblibě i u laické veřejnosti jsou orchideje často studovanými rostlinami. Mnohé orchideje jsou využívány i v průmyslové výrobě. Takovými jsou třeba známé koření vanilka, *Gastrodia* využívaná v tradiční čínské medicíně jako léčivka (Liu a kol. 2010), případně jsou pěstovány jako pokojové rostliny (*Vanda*, *Dendrobium*) nebo používány k řezu do kytic.

Avšak díky dosud nerozkruté složitosti interakcí, které ovlivňují druhy v této čeledi, je těžké provádět komplexní studie (Diez 2007), proto je mnoho dílčích studií – o opylování (Jacquemyn a kol. 2009; Jersáková kol. 2007; Brys a kol. 2008), o atraktivním tématu, jako je mykorrhiza (Rasmussen 1992;), o vlivu hospodaření (Janečková a kol. 2006), o efektu inbreedingu na vzácné rostliny, či o speciaci (Waterman, Bidartondo 2008).

Častým tématem při studiu orchidejí jsou práce, které postihují různé aspekty přenosu pylu a opylování, zvláště pokud se jedná o deceptivní květy (Schiestl 2005; Jersáková a kol. 2006).

S rozmnožováním též souvisí studie, které se zabývají fitness populací a efektem inbreedingu na populace (Brzosko, Wróblewska 2003; Vale a kol. 2011; Juillet a kol. 2006). Pro pochopení fungování populační dynamiky je třeba znát dobře celý životní cyklus, proto je hojně zkoumáno šíření semen a klíčení semenáčků (Jacquemyn 2007; Hamrick, Trapnell 2011), které je úzce spjato s mykorrhizou

orchidejí (Diez 2007; Cameron a kol. 2007; Yagame a kol. 2012). Mnohé studie ukazují, že právě soužití s houbami je klíčovým faktorem pro přežívání orchidejí a určuje jejich vzácnost (Swarts a kol. 2010; Waterman a kol. 2011).

Většinou jsou zkoumány terestrické formy orchidejí, ale existují i práce na epifytických rostlinách. Zajímavý je pohled na metapopulační mechanismy epifytické orchideje (Olaya-Arenas a kol. 2011; Trapnell, Hamrick 2006).

Pro druhovou rozmanitost čeledi *Orchideaceae* je atraktivní skupinou pro výzkum speciace a mezidruhových interakcí a díky tomu, že jsou orchideje často vzácnými druhy, je třeba zkoumat i zdroje jejich ohrožení a vliv člověka na přežívání populací. Zvláště ve spojení s narušením přírodních stanovišť a změnami klimatu jsou oblíbené práce a projekty na záchranu druhů orchidejí (Swarts, Dixon 2009).

Předmětem této bakalářské práce je druh *Dactylorhiza majalis*, který patří mezi nejběžnější české terestrické orchideje. Přes jeho relativní běžnost je dle vyhlášky 395/92 Sb. řazen do kategorie ohrožených druhů. Dle mnohých prací za poslední dekády se počet jeho populací a jedinců v populacích snižuje díky splachům hnojiv z polí na lokality prstnatce, melioracím a vysušování luk a celkové devastaci jeho přirozených stanovišť (Průša 2005; Janečková a kol. 2006).

V příbuzenstvu druhu *Dactylorhiza majalis* jsou i vzácnější druhy jako *D. sambucina*, *D. maculata* a jiné. Tyto druhy byly hojně studovány v České republice (Kindlmann, Balounová 1999). Detailně prostudováno bylo opylování (Jersáková a kol. 2010; Jersáková a kol. 2006; Jersáková a kol. 1998; Jersáková a kol. 2006b; Jersáková a kol. 2008; Jersáková, Johnson 2007). Ve studii zabývající se deceptivními květy (Jersáková a kol. 2006) dokonce byla do květů experimentálně dodána odměna a tak bylo zjištěno, že se opylovač vskutku zdrží na deceptivním květu kratší dobu a úspěšněji přenesl pyl na druhou rostlinu.

Byly zjišťovány i příčiny úbytku populací prstnatce májového a prověřením výskytu či vymizení tohoto druhu z historicky doložených lokalit vyplynulo, že k devastaci prstnatcových lokalit vede intenzifikace zemědělství, odvodnění luk a nevhodné hospodaření na druhově bohatých vlhkých loukách, zvláště jejich ponechání ladem, dále splachy hnojiv z přilehlých polí (Wotavová a kol. 2004).

Pro tyto znalosti jsem si druh *Dactylorhiza majalis*, prstnatec májový, zvolila jako modelový druh pro svou práci v terénu ve Slavkovském lese. Cíl této bakalářské práce je najít otevřené otázky na poli populační dynamiky prstnatce májového a ukázat směr pro diplomovou práci. V navazující práci si kladu pak několik cílů:

- Zmapovat výskyt druhu *Dactylorhiza majalis* na části území CHKO Slavkovský les
- Zjistit současný management lokalit této rostliny a vitalitu populací v závislosti na hospodaření
- Navrhnout optimální hospodaření na lokalitách druhu *Dactylorhiza majalis*

V roce 2008 byla na katedře Botaniky Přírodovědecké fakulty univerzity Karlovy v Praze mnou obhájena práce na podobné téma - *Význam současného a historického managementu pro dynamiku druhu Dactylorhiza majalis*, která však nevedla k získání bakalářského ani žádného jiného titulu. Tato bakalářská práce z ní z velké části vychází a mnohá místa z ní jsou doslovně citována.

3 Rešerše

3.1 Populační studie

Populační biologie se zabývá studiem populací, jejich vývojem v čase a prostoru, schopností se šířit, růst či se udržet na dané lokalitě (Herben, Münzbergová 2002). To ovlivňují nejen abiotické faktory, jako je pH půdy, vlhkost, zastínění, organická hmota a minerální látky obsažené v půdě (Diez 2007), ale také biotické podmínky – okolní zápoj, složení a struktura okolního porostu, mykorhizní společenstva v půdě, struktura rostlinné populace, příbuznost rostlin a jiné faktory (Olaya-Arenas a kol. 2011).

Zvláště u vzácných druhů rostlin je třeba pro jejich zachování v člověkem ovlivněné krajině pochopit jejich reakce na různé způsoby hospodaření, dynamiku jak populací, tak metapopulací (Olaya-Arenas a kol. 2011).

K plnému pochopení je třeba znát důkladně studovaný druh, jeho specifické požadavky, interakce, jaké tvoří s okolními rostlinami i živočichy, ať už se jedná o přenos pylu, šíření semen, jejich klíčení či přežívání rostlin. Jakákoliv z těchto fází může být pro vývoj rostliny kritická. Má-li být výzkum zaměřen na ochranu druhu, je identifikace a pochopení kritické fáze klíčové (Herben, Münzbergová 2002).

Častým předmětem výzkumu jsou semena a jejich šíření. Orchideje mají prachová semena, která se mohou ze své podstaty šířit na velké vzdálenosti (Eriksson, Kainulainen 2011). Přes to většina studií prokázala, že pravděpodobnost vyklíčení semene klesá se vzdáleností od mateřské rostliny. Nad 1,5 m již semena klíčí s malou pravděpodobností (Jacquemyn a kol. 2007; Hamrick, Trapnell 2011; Trapnell, Hamrick 2006). To je nejspíše ovlivněno mykorhizickými houbami, které orchidej potřebuje v rané fázi vývoje (Cameron a kol. 2007; Waterman, Bidartondo 2008; Waterman a kol. 2011; Swarts a kol. 2010).

U orchidejí nelze pominout ani přenos pylu. Ať již kvůli zajímavým mechanismům, které mohly vést ke speciaci orchidejí, či kvůli šíření genetické informace v populaci i mezi populacemi. Studium genetických vztahů v populacích pomáhá zas pochopit šíření rostlin ať už maternálně či paternálně a vliv možného inbreedingu na fitness rostlin (Juilet a kol. 2006; Jacquemyn a kol. 2009).

Čeleď *Orchideaceae* je dobrým modelem pro pochopení reakcí rostlin na půdní změny jak přímo, tak nepřímo díky mykorhize (McCormick a kol. 2012). Ve střední Evropě jsou půdní změny spjaty s činností člověka a jeho hospodařením v krajině. Proto, pokud je cílem chránit vzácné druhy rostlin, je třeba pochopit jejich reakce na různý management.

3.2 Druhy hospodaření

Ve střední Evropě je krajina ovlivněná činností člověka. Lidská společnost využívá krajinu nejen ke svému bydlení a rekreaci, ale i jako pastviny pro dobytek, louky k seči na seno pro dobytek a jako pole nebo lesy. Každý typ péče o území má vliv na rostliny jiným způsobem. Ve vědeckých pracích je často porovnáván vliv pastvy (Milchunas, Lauenroth 1993; Holland and Detling 1990; Sala a kol. 1986; Milchunas a kol. 1987), seče (Janečková a kol. 2006), orby či ploch bez managementu na jednotlivé druhy i skladbu společenstev.

Takovými jsou třeba práce týkající se pastvy, která v případě nízké intenzity pastvy kozami a ovci potlačuje zarůstání lokality keři a zvyšuje průměrný počet druhů na malém území (Šlechtová 2008; Mayerová a kol. 2010). Pastva kladně ovlivňuje i semenáčky a jejich klíčení, přičemž na pasených lokalitách je vyšší obrat (Kladivová 2010). Pokud se týká přechodu lokality z pole na sečenou louku, vliv na společenstva mají spíše abiotické podmínky a možnost rostlin se na daná místa rozšířit (Procházka 2009, Jarošíková 2011).

Pastva může podpořit celkovou primární produkci nadzemní biomasy, pokud se jedná o společenstva, která dlouhodobě byla přizpůsobena pastvě, takže mnohé rostliny se snaží přesunout zdroje z nadzemních orgánů do podzemních (Milchunas, Lauenroth 1993). Je možné, že kompetice o prostor pak také přechází do podzemních pater (Holland and Detling 1990). Rozhodně však dochází ke změně složení společenstev na lokalitách pasených a nepasených (Sala a kol. 1986; Milchunas a kol. 1987).

Ovšem je jen málo prací, které se zabývají vlivem managementu na dynamiku pouze jednoho konkrétního druhu (Janečková a kol. 2006).

Pro populace druhu *Dactylorhiza majalis* je nutné, aby měla lokalita nějaký management pro zachování vitality populace. Seč podporuje vitalitu rostlin, protože snižuje zastínění a omezuje konkurenci ostatních druhů. Seč na konci června či začátku července má vliv na velikost rostlinné plochy, posečení lokality na konci srpna či začátku září pak odstraní nadbytečnou biomasu rostlin (Janečková a kol. 2006).

3.3 Studovaná skupina

3.3.1 Systematické zařazení druhu

Orchideje jsou bazální skupinou řádu *Asparagales*, který patří do jednoděložných krytosemenných rostlin. Čeleď *Orchideaceae* je jednou z druhově nejbohatších jednoděložných čeledí. Obsahuje na odhadem 20 000 – 35 000 druhů (Weston a kol. 2005).

Vyznačují se zygomorfním symetrickým květem. Oproti klasickému květnímu vzorci

jednoděložných došlo ke srůstu dvou tepalů vnitřního kruhu v pysk, který díky resupinaci semeníku míří u většiny orchidejí dolů.

Dalším specifikem této čeledi je sloupek, který vznikl srůstem blizny, pestíku a tyčinek. Ze tří plodolistů blizny jeden zakrněl v útvar zvaný zobánek, rostelum, proto se zdá, že je spodní semeník pouze z plodolistů dvou. U většiny orchidejí dochází při vývoji květu k resupinaci semeníku o 180°, u výjimek pak až k přetočení o celý kruh či výjimečně u bazálních skupin k přetočení nedochází.

První fosílie, které se dají identifikovat jako orchideje, byly nalezeny ve starších třetihorách, v období eocénu, to jest přibližně před 56 – 34 miliony lety (Jersáková 2005). Vývojové centrum této čeledi spadá do oblasti tropů (Novotná 2008).

V současnosti se orchideje člení na 5 podčeledí, z nichž každá pak obsahuje triby a subtriby. *Dactylorhiza majalis* je jednou z běžných českých terestrických orchidejí. Patří do podčeledi *Orchidoideae*, dále do tribu *Orchrideae*. Rod *Dactylorhiza* vznikl v Malé Asii. Je to rod poměrně mladý, který se teprve evolučně nedávno odštěpil od rodu *Orchis*, a stále se vyvíjí (Novotná 2008). Rod prstnatec byl dlouho řazen k rodu *Orchis*, který je typovým druhem pro celou čeleď. Teprve novější práce (Tamm 1972) odlišily rod *Dactylorhiza* podle rozdílnosti hlíz, dále tím, že se netvoří přízemní růžice listů a mají neúplnou přilbou. Rod *Orchis* má hlízy kulaté, na kořenovém „pahýlu“ zvaném v anglické literatuře „dropper“ (Průša 2005). Naopak u druhu *Dactylorhiza* je kořenová hlíza prstovitého charakteru (odtud latinské jméno volně přeložitelné jako „prstový kořen“ i české prstnatec), která volně přechází v kořen. Hlíza je hluboce laločnatě dělená (Procházka, Velíšek 1983).

Druhy v rodě *Dactylorhiza* často vznikají hybridizací dvou či více druhů. Takto se rozlišují druhy mateřské a dceřiné. Pro druh *Dactylorhiza majalis* jsou mateřským druhem *D. maculata* a *D. incarnata*, možná i další druhy a poddruhy rodu *Dactylorhiza*, z nichž některé mohly i v době ledové zaniknout. Jeho vznik je datován do poslední doby meziledové, to znamená zhruba před 75 tisíci lety, a od té doby je ustáleným druhem. V současné době se však opět po době ledové potkávají oba rodičovské druhy a vznikají nové hybridní populace podobné druhu *Dactylorhiza majalis*, které jsou kompatibilní s původním prstnatcem májovým z doby meziledové. Tyto nové hybridogenní druhy mohou mít mírně jinou genetickou výbavu, než původní druh *Dactylorhiza majalis*, jelikož v předchozí době meziledové mohly existovat do dnešní doby nezachované populace.

Dactylorhiza majalis se též může zpětně křížit jak s rodičovskými druhy, tak s jinými druhy rodu *Dactylorhiza*, někdy tak vznikají i plodní jedinci.

3.3.2 Fytogeografie druhu

Rod *Dactylorhiza* nalezneme prakticky všude ve vhodných biotopech mírné a chladné zóny Eurasie. Samotný druh *Dactylorhiza majalis* lze nalézt nejen ve střední Evropě. V západní Evropě vede

jižní hranice rozšíření Alpami, ve Francii zasahuje až k Pyrenejím, ale severně od Centrálního masivu (Francouzského středohoří) se ve Francii nevyskytuje. Dále se hranice táhne přibližně po hranicích s Německem. Rostlina se nalézá v celé Velké Británii a Dánsku. Na Skandinávském poloostrově se vyskytuje jen v nejteplejších výběžcích v Norsku okolí Kristiansandu a ve Švédsku přibližně v okolí Göteborgu. Na Balkánském poloostrově je též *Dactylorhiza majalis* rozšířena, prakticky všude vyjma Peloponésu a Makedonie. Ve východní Evropě se vyskytuje silně příbuzný druh *D. baltica*, *D. majalis* tam nenalezneme (Procházka, Velíšek 1983; Novotná 2008).

3.3.3 Mykorrhiza

Vhodnost stanoviště je pro orchideje určována hlavně přítomností vhodných hub pro klíčení semen, přežívání semenáčků a dobrý růst dospělých jedinců. Soužití houby s rostlinnými kořeny a vzájemná výměna látek mezi těmito organismy se nazývá mykorrhiza (Procházka, Velíšek 1983). Jsou známy dva základní typy mykorrhizy – ektomykorrhiza a endomykorrhiza.

Ektomykorrhiza se vyznačuje tím, že hyfy hub pouze obalují kořen a nahrazují či doplňují kořenové vlášení. Zatímco hyfy při endomykorrhize pronikají přes rhizodermis až do primární kůry, do pericyklu. Nikdy však nepronikají skrz endodermis do stele, středního válce, kořene. Houbové hyfy nezůstávají však pouze v mezibuněčných prostorech, ale vnikají i do hostitelských buněk. U takových buněk je pak v místech vniku mírně narušená buněčná stěna, nikoliv však cytoplasmatická membrána, která vždy obaluje hyfu i v buňce (Procházka, Velíšek 1983).

V pericyklu se nachází dva typy houbou infikovaných buněk: průchozí buňky a stravovací. Prvním typem buněk hyfy jen prochází, nevytváří v nich žádné útvary. Ve stravovacích buňkách pak hyfy rostou, vytvářejí útvary zvaná pelotony, nebo-li klubíčka. V nich si ukládají zásobní látky pro sebe i pro rostlinu. V těchto buňkách po nějaké době dochází k degradaci a strávení pelotonů procesem podobným fagocytóze (Průša 2005).

Díky práci skupiny kolem Camerona (2007), ve které zjistili, že obrat fosforu ve stravovacích buňkách je rychlejší, než by měl být v případě, že budou hyfy pouze fagocytovány, se dá usuzovat, že musí existovat i jiný mechanismus komunikace rostliny s houbou. Tento mechanismus zatím však není znám.

Z výše uvedeného vyplývá, že mykorrhiza je pro rostliny nesmírně důležitým faktorem. Má ji víc jak 99% krytosemenných rostlin. neboť jim umožňují lépe využívat živiny a získávat je z okolí, přičemž se nejedná pouze o fosfor, dusík vodu a jiné anorganické látky (Cameron a kol. 2007). Řada studií ukázala, že houby produkují i některé rostlinné hormony či látky jim příbuzné, jakou jsou gibbereliny, heteroauxiny, dorminy či zeatiny a některé mohou podpořit tvorbu léčivých látek v medicínsky používaných orchidejích (Liu a kol. 2010).

Stejně tak rozšiřují možnosti vztahů organismů – od symbiozy, přes parazitismu či epiparazitismu (houbou zprostředkovaný parazitismus rostliny na jiné rostlině), který je známý i u orchidejí.

Mezi mykorrhizické houby, které byly izolovány z rostlin čeledi *Orchideaceae*, patří zejména stopkovýtrusné rody *Thanatephorus*, *Ceratobasidium*, *Tulasnella*, *Sebacina* (Procházka, Velíšek 1983). Pro každou z terestrických orchidejí je nutná houba alespoň v počátku její existence. Díky malým semenům se zásobními látkami (viz kapitola semena) potřebují mladé rostliny brzy po vyklíčení kontakt s houbovými hyfami (Diez 2007). V této fázi jsou obligátně mykotrofní, parazitují na houbě a nepředávají jí žádné živiny. Díky tomuto spojení mohou přejít z mykotrofní výživy na fotosyntetickou autotrofii.

Některé orchideje, jako například hlísník hnízdák, korálice trojklaná, sklenobýl bezlistý (Průša 2005), zůstanou obligátně mykotrofní, jsou nezelené a tudíž nemohou fotosyntetizovat. Z čeledi *Orchideaceae* je takovýchto obligátních mykotrofnů přibližně 10% (Cameron a kol. 2007). Ostatní orchideje se zelenými částmi (ať už listy, stonek či kořeny), dokáží v dospělosti přežít i s minimálním soužitím s houbou či se mohou i obejít bez nich, zvláště pokud se jedná o epifitické rostliny. Dle čínských výzkumů jsou epifitické rostliny méně specializované na houby, než jsou orchideje terestrické (Liu a kol. 2010).

Nutnost přítomnosti správných hub limituje výskyt orchidejí jen na místa, kde přežívají i houby. To však neznamená, že všude, kde jsou přítomny mykorrhizické houby, vyskytují se i orchideje. Může záležet na mnoha abiotických podmínkách – vlhkosti půdy, pH hustotě výskytu symbiotických hub. Jsou-li hyfy přítomny, ale v příliš malých hustotách, nemusí najít semena a orchideje se nemohou uchytit (McCormick a kol. 2012).

Dactylorhiza majalis je myxotrofní orchidejí, což znamená, že fotosyntetizuje a zároveň má mykorrhizu, ze které také čerpá výživu, ovšem v dormantní fázi ve formě hlízy pod zemí ji vyživuje plně houba. Pokud fotosyntetizuje, je u ní mykotrofie v poměru k fotosyntéze nepatrná (Procházka, Velíšek 1983).

Při mykorrhize houbová hyfy nepronikají do středního válce kořene. Naopak hlízy prakticky infikované nejsou. Nedělené hlízy, jako má rod *Orchis*, houbové hyfy mají pouze na povrchu, rod *Dactylorhiza* s dělenými hlízami pak má mírně infikovaná místa v prodloužených úkrojcích hlíz (Procházka, Velíšek 1983).

Pro efektivní udržení, růst a šíření populací prstnatce májového je nutné znát, jak houbová společenstva reagují na hospodaření.

Na mykorrhizní společenstva může mít vliv i způsob hospodaření. Pomineme-li aplikace fungicidů na intenzivně obhospodařovaná pole, hnojení polí fosforovými hnojivými ovlivňuje skladbu a diverzitu mykorrhizních společenstev (Mathimaran a kol. 2007).

Další práci na mykorhizních společenstvech na převážně písčinych pastvinách byl zkoumán vliv orby na mykorhizní společenstva pastvin. Dle výsledků orba, ač vedla ke zvýšení druhové bohatosti rostlin zvláště ve prospěch pionýrských druhů, snížila druhovou bohatost hub tvořících arbuskulární mykohrizu a omezila tok živin do hostitelských rostlin (Schnoor 2011). Pro vlhké pastviny lze předpokládat podobné reakce, pouze s jinými druhy hub.

Práci zabývající se komplexně schopností půdních mikroorganismů fixovat dusík v závislosti na managementu byla práce (Antunes a kol. 2012), ve které bylo zjištěno, že půdní společenstva jsou ovlivněna hospodařením, konkrétně pastvou a kosením, pouze zprostředkovaně přes rostliny, které na tyto disturbance reagují.

Má-li být určen optimální druh hospodaření pro lokality druhu *Dactylorhiza majalis*, je tedy třeba zohlednit i potřeby mykorhizických společenstev, která podporují růst a přežívání populací.

3.3.4 Rozmnožování

Rostliny z čeledi *Orchideaceae* mají nepřeberné množství životních strategií, proto mají i různé strategie v rozmnožování. Není jim cizí ani klonální rozmnožování. Pro orchideje, které se pěstují průmyslově, je časté používání nepohlavního namnožování. Příkladem může být *Gastrodia elata*, která je používána v tradiční čínské medicíně. Při jejím průmyslovém množení jsou její hlízy rozsekány tak, aby každá část měla nový pupen. Nevýhodou je však postupná degradace tohoto materiálu (Liu a kol. 2010).

Pro čeleď *Orchideaceae* je vcelku běžná i autogamie, samoopylení. Většina orchidejí je autokompatibilní, je tedy možné, aby se rostlina opylila svým vlastním pylem. Zatím inkompatibilita je známá pouze u rostlin ze subtribu *Oncidiinae* (Vale a kol. 2011). Evoluční důvody zachování možnosti samoopylení mohly být nejspíš absence vhodných opylovačů a nutnost maximalizace úspěšnosti opylení. Orchideje se navíc musely vypořádat s jejich dokonalým přizpůsobením k způsobu přenosu pylu, s kompaktními brylkami u vrcholových skupin orchidejí. Jeden ze střevičníků, *Paphiopedilum parishii*, dokonce vyvinul nový způsob samoopylení, kdy kombinuje pohyb brylek k blizně a zároveň přeměnu pylu do kapalného stavu pro lepší opylení. Přesný mechanismus tohoto zkapalnění není znám (Chen a kol. 2012).

Prstnatec májový je rostlinou, u které převažuje pohlavní rozmnožování. Pokud je však odstraněn květ při kvetení či jedna z hlíz, když ještě není vyčerpána hlíza stará a nová má již dost zásobních látek, může vytvořit hlíz více a druhý rok z nich pak vyrostou klony téže rostliny (Cudlín 2008; Procházka, Velíšek 1983; Wotavová a kol. 2004).

3.3.4.1 Opylování

Při pohlavním rozmnožování krytosemenné rostliny velmi často využívají několika způsobů přenosu samčích gamet, pylových zrn. Jsou to kupříkladu přenos větrem (anemogamie), vodou (hydrogamie), ale také ptáky, savci či hmyzem. Pro čeleď *Orchideae* je nejčastější entomogamie, opylení hmyzem.

Standardní květy, kterými lákají opylovače, jsou popsány v popisu rostliny. Mezi orchidejemi jsou však časté i různé mechanismy, jak nalákat opylovače, aniž by musela být vytvořena energeticky nákladná odměna. V čeledi *Orchideaceae* je tato strategie rozšířená. Zhruba 1/3 orchidejí má deceptivní, klamavé květy (Jersáková a kol. 2006).

Orchideje volí různé způsoby, jak klamat své opylovače. Časté jsou květy bez odměny, které pouze napodobují všeobecné květní signály. Takové květy mají třeba rody *Orchis* či *Dactylorhiza*. Tato strategie spoléhá na nezkušenost opylovačů v brzkém jaru, kdy tyto rostliny často kvetou. Také je častá vnitropopulační variabilita v barvě květu, jako má *D. Sambucina*, aby se opylovači tak snadno nenaučili rozeznávat květy s nektarem od deceptivních (Jersáková a kol. 2006).

O něco sofistikovanějším způsobem, jak obelstít opylovače, je napodobovat jiné rostliny, které dávají nektar či jinou odměnu. Takovými je ku příkladu subtrib *Oncidiinae*, který napodobuje rostliny z čeledi *Malpighiaceae* (Vale a kol. 2011). Dalšími způsoby, jak obalamutit opylovače jsou kupříkladu pasti, úkryty (rod *Serapias*), klamná místa pro kladení vajíček či sexuální atrapy.

Mnohé z těchto strategií vede k úzké specializaci na opylovače a následné speciaci (Waterman, Bidartondo 2008). Tento způsob je pro druh nejspíš způsobem zvýšení pravděpodobnosti přenosu pylu a opylení bez větších energetických nákladů na odměnu pro opylovače (Jersáková a kol. 2006).

Je vidět, že si orchideje vytvořily velmi sofistikované způsoby, jak obalamutit své opylovače. Je pravděpodobné, že je tato strategie v čeledi *Orchideaceae* evolučně stabilní strategií a vyvinula se několikrát nezávisle na sobě (Jersáková a kol. 2006).

Jednou z možností, proč orchideje nedávají odměny, je alokace zdrojů na tvorbu nektaru do tvorby semen, květů samotných a nebo zásobních látek na další období. Ovšem při porovnání návštěvnosti orchidejí s nektarem a bez nektaru opylovači, Jersáková a Kindlmann (2004) zjistili, že orchideje s nektarem byly navštěvovány dvakrát tak často, než ty bez nektaru. Na druhou stranu z jejich studie také vyplynulo, že úspěšnost opylení byla u obou druhů stejná.

Dalším možným důvodem je zlepšení přenosu pylu mezi rostlinami a zabránění samoopylení. Vzhledem k tomu, že většina orchidejí je autokompatibilní, je pro zachování fitness populace tento způsob obrany proti samoopylení a efektu inbreedingu žádoucí (Juilet a kol. 2006; Jersáková, Kindlmann 2004; Kindlmann, Jersáková 2006; Vale a kol. 2011; Jersáková a kol. 2006). Hmyz se na

rostlině bez odměny zdrží kratší dobu a přeletí rychleji k jiné rostlině. Díky tomu se pyl spíše přenesou na jinou, vzdálenější rostlinu, než u rostlin, které dávají odměnu (Jersáková a kol. 2006). Také čas potřebný k správnému ohnutí polinií přilepených na hmyzu, aby bylo možné opylení dalšího květu je mnohem delší, než čas, který průměrně opylovač stráví na rostlině. To může být další způsob, jak zabránit opylením vlastním pylem (Vale a kol. 2011). Na druhou stranu výsledky na *D. Sambucina*, které publikovali Internicola a kol. (2006), ukazují, že se vzrůstající hustotou populace klesá úspěšnost opylených květů na rostlinu, což je nejspíše způsobeno učením se opylovačů.

V neposlední řadě kombinace s přenosem pylu pomocí polinií může vykompenzovat nízkou úspěšnost v opylení deceptivních květů. Pokud je již pyl přenesen na bliznu, bylo přeneseno velké procento pylu vzatého z rostliny. Vzhledem k produkci velkého množství prachových semen a dlouhověkosti může být cena za nízkou produkci plodů přiměřená (Jersáková a kol. 2006).

3.3.4.2 Dormance a její důvody

Jak již bylo popisováno v kapitole 3.4 Charakteristika druhu, *Dactylorhiza majalis* má výrazné deceptivní květy. Lákají opylovače pouze na barvu a vůni (Kindlmann 2007). Na opylovače se pak lepí pyl v poliniích. Díky nim se přenesou prakticky veškerý pyl z květu na bliznu. Pokud je tedy opylený květ, pak jsou oplodněna prakticky všechna semena v semeníku (Jersáková, Malinová 2007; Jersáková, Kindlmann 2004).

Dactylorhiza majalis je, stejně jako ostatní české orchideje, opylována především hmyzem z čeledi *Hymenoptera*, blanokřídlí, jehož podíl na opylení je až padesátiprocentní. Květy díky výjimečnému systému opylování pomocí brylek jsou často opyleny z více jak 80% a vyvíjejí se z nich tobolky s prachovými semeny (Procházka, Velíšek 1983).

Na povrchu květů se nacházejí éterické oleje a silice, které podporují deceptivní květ v atraktivnosti květu pro hmyz (Průša 2005).

Proces kvetení u orchidejí má však ještě jeden zajímavý aspekt, kterým je nepravidelné kvetení a s tím spojené zdánlivé kolísání jedinců v populaci a jejich časoprostorové oddělení (Kindlmann, Balounová 2001). Ne každá dospělá rostlina orchidejí v sezóně vykvete. Některé rostliny zůstanou pouze vegetativní, jiné pak, pokud se jedná o terestrické druhy, mohou být v dormantním stavu v podobě hlíz pod zemí a jsou vyživovány houbami. Mechanismus tohoto chování není znám. Je možné, že rostliny se zpožděním reagují na vývoj počasí, na předchozí stav či na disturbance, které je mohly nastat nejen u nich, ale i u jejich mykorrhizních hub. (Kindlmann, Balounová 2001). Nepravidelné kvetení by mohlo být také prevencí inbrední deprese (Jacquemyn a kol. 2007). Pro genetickou variabilitu a fitness rostlin je samozřejmě lepší, aby byla v populaci co nejmenší inbrední deprese (Juilet 2006). Zamezí se tak možným akumulacím letálních recesivních alel v populaci či ztráty výhod

heterozygotních stavů rostlin (Jersáková a kol. 2006).

3.3.4.3 Semena

Při úspěšném opylení blizny se začne v resupinovaném semeníku vyvíjet velké množství prachových semen. Zatím nikde nebyl definován největší rozměr semen, která se definují jako prachová, mají však několik společných znaků: osemení semen je tenkoblanné, síťnaté, vyplněné až z 60 % vzduchem (Eriksson, Kainulainen 2011) a s nepatrným nevyvinutým embryem (Procházka, Velíšek 1983). V semeni je obsaženo jen malé množství zásobních lipidů, které se při klíčení mění na cukry (Průša 2005).

Tento druh semen u krytosemenných rostlin vznikl opakovaně asi v dvanácti čeledích a odhaduje se, že se tak stalo v oblasti tropických lesů v období pozdní křídy. Dalšími jsou ku příkladu *Gentianaceae*, *Oribancheaceae* či *Rubiaceae*. Je evolučně úzce spjat s mykotrofií či parazitismem na jiných rostlinách a nutností hledat vhodné mikrohabitáty pro svůj růst (Eriksson, Kainulainen 2011).

Díky své malé velikosti má několik tisíců semen z jedné tobolky možnost rozšířit se větrem na velké vzdálenosti (Průša 2005). Ku příkladu jedinec prstnatce plamatého (*Dactylorhiza maculata*) dokáže vyprodukovat až 180 000 semen (Procházka, Velíšek 1983).

Semena se dokáží šířit větrem na až několikakilometrové vzdálenosti, přesto mnohé prameny udávají, že úspěšnost klíčení rapidně klesá ve vzdálenostech větších než 1 m od mateřské rostliny (Procházka, Velíšek 1983; Jacquemyn a kol. 2007; Diez 2007). Toto je nejspíše způsobeno nejen přítomností či nepřítomností mykorrhizních hub, ale i správnými mikropodmínkami – vlhkostí půdy, nižším pH, obsahem organické hmoty v půdě či optimálním poměrem C:N (Diez 2007). K úspěšnému vyklíčení orchidejí je však také nutná i dostatečná hustota mykorrhizických hub (McCormick a kol. 2012), případně absence hub, které klíčení inhibují (Liu a kol. 2010). To, jaké houby orchideje používají, je pro jednotlivé druhy specifické, a vzácnost hub se může přímo odrážet na vzácnosti některých orchidejí (Swarts a kol. 2010). Na druhou stranu existují druhy orchidejí, které ke klíčení využívají široké spektrum hub. Tito generalisté jsou více zastoupeni v epifytických orchidejích (Olaya-Arenas a kol. 2011).

I když vývoj a růst orchidejí v divoké přírodě je úzce svázaný s houbami a specifickými podmínkami (Swarts a kol. 2010), je možné některé orchideje kultivovat i na agarovém médiu, které v tu chvíli nahrazuje výživovou roli houbového mycelia (Liu a kol. 2010).

3.4 Charakteristika druhu

Vzhled prstnatce májového je velmi specifický a nezaměnitelný. Nekvetoucí tvoří přízemní růžice či solitérní listy. Jejich tvar je kopinatý, u nekvetoucích rostlin protažený, u kvetoucích pak více

vejčítý. Mívají často tmavě rudě skvrnitě listy. Velikostí, intenzitou zbarvení a tvarem skvrn se liší jedinec od jedince. Vyskytují se také jedinci zcela beze skvrn či pouze s nezřetelnými stopami pigmentu na špičce jednoho či všech listů.

Kvetoucí rostlina bývá vysoká 15-45 cm. Květy se sdružují do bohatého květenství, které může být dlouhé i 17 cm a se nachází na silné lodyze. V průběhu vývoje květu dochází k resupinaci semeníku, přetočení květních částí o 180° při vývoji, čímž se pysk dostává do dolní pozice a neúplná přilba do horní části (Průša 2005). Květy mají velkou barevnou variabilitu, od tmavě fialové, přes růžovou až po bílou. Mají kresbu, stigmata, která láká hmyz na květ bez nektaru v ostruže (Procházka, Velíšek 1983). Rostlina kvete od května do konce června, v první polovině července dozrávají tobolky a rostlina produkuje semena (Procházka, Velíšek 1983).

Dactylorhiza majalis je víceletá rostlina. Zimu překonává ve formě prstovité dělené zploštělé hlízy pod zemí. Z této hlízy pak čerpá rostlina zásobní látky pro růst v dalším roce, během kterého stará hlíza zaniká a tvoří se nová pro přežití další zimy. Tyto části rostlin se však mohou stát pochoutkou zvěře či kořisti zahradníků. Poškození hlíz hlodavci studoval ve své diplomové práci Cudlín (2008), který si povšiml, že hlízy prstnatce májového jsou ničeny hryzcem vodním.

3.4.1 Stanoviště

Dactylorhiza majalis má vcelku širokou ekologickou amplitudu. Vyskytuje se na extenzivně obhospodařovaných vlhkých až bažinatých loukách, slatinách, mokřích pastvinách, vřesovištích až horských vrchovištích. Prstnatec májový je velmi přizpůsobivý i co se týče kyselosti půdy stanoviště. Snáší jak kyselé (pH 5,1) tak zásadité (pH 8,1) prostředí. Prstnatec májový je výrazný heliofyt preferující otevřená stanoviště (Procházka, Velíšek 1983), i když někteří jeho příbuzní, jako třeba *D. sambucina*, zvládají i mírné zastínění (McKendrick 1996). Jeho velkou přizpůsobivost dokazuje i to, že je možné jej najít i ve vhodně vlhkých a pravidelně sekaných příkopech u silnice, která není v zimě ošetřena chemickým posypem (Novotná 2008).

Vzhledem k jeho špatné toleranci vůči zastínění vyhledává prstnatec louky buďto málo úživné, kde nemá konkurenci v jarních měsících o světlo a nebo kosené louky, kde je odstraněna biomasa trav (Janečková a kol. 2006).

3.5 Území zájmu – CHKO Slavkovský les

Předmětem mého výzkumu je výskyt prstnatce májového na území CHKO Slavkovský les, který má dle map CHKO ČR z roku 2007 rozlohu 606 km², Kolečko (2003) udává rozlohu 610 km², což je o 30 km² méně, než udává údaj z roku 1974 (Kumpera, Viktora 1989). CHKO se nalézá mezi Karlovými Vary, Mariánskými Lázněmi a Františkovými Lázněmi. Mezi lesními společenstvy v

CHKO Slavkovský les převládá smrková monokultura, místy se však najdou i zbytky původních bučin s příměsí jedle (Kolečko 2003).

Základ celé oblasti CHKO daly již ve starohorách přeměněné usazeniny takzvaného Slavkovského krystalinika. Avšak významnější vliv na krajinu mělo až Hercynské vrásnění. Dalším významným geologickým jevem je litoměřický zlom, jenž se na povrchu projevuje mimo jiné výchozy hadcového hřbetu se známými endemity jako například rožec kuřičkolistý (*Cerastium alsinifolium*) (Kolečko 2003). Podhorní vrch (847 m), nejvyšší hora Tepelské vrchoviny a dominanta vybraného území, je tvořena neovulkanity (Weiser 2006).

Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 5-6,5 °C, v létě pak 14-16 °C, v lednu je -3 až -5 °C. Teplotní výkyvy do extrémů jsou v této oblasti časté. Teplých letních dnů je 20 – 40 za rok, mrazových 120 - 150. Průměrné roční srážky se v oblasti pohybují okolo 600 – 800 mm za rok, v okolí Mariánských Lázní je prameniště říčky Teplé, kde dosahují až 900 mm (Weiser 2006).

Díky vysokým srážkám, nízkým teplotám, mnohým rašeliništím a rašelinným loukám se v této krajině akumuluje voda. Oblast patří do systému krajinných území CHOPAV (chráněné oblasti přirozené akumulace vod). Nachází se zde mnoho pramenů potoků, vývěrů teplec a kyselek. Známa je ku příkladu minerální voda Orionka. Pramínky a studny využívají turisty jsou v této oblasti hojné. Prakticky všechnu vodu z této oblasti odvádí říčka Teplá, která patří do povodí Ohře a vlévá se do této řeky v Karlových Varech (Weiser 2006).

Ve sledované oblasti se nalézá několik rybníků (např. Bezvěrovský rybník) a mnoho nádržek pro napájení dobytka. Nejvýznamnější vodní plochou pak je vodní nádrž Podhora, která shromažďuje pitnou vodu pro okolí.

Zájmové území jsem vymezila v jihozápadním cípu CHKO, na takzvané Toužimské plošině (Weiser 2006). Nalézají se v něm obce Hoštěc, Jankovice, Rájov, Ovesné Kladruby, Mrázov, Horní Kramolín a Služetín. Zasahují do něj pouze vulkanické horniny (žula) datované do proteozoika až paleozoika. Dominantou je kopec jménem Podhorní vrch převážně z amfibolitu. Krajina se převážně skládá z roztroušených lesů smrkového charakteru, vlhkých luk a pastvin. Pole jsou zastoupena méně. Území těsně sousedí s prameništěm říčky Teplé, která sledovanou oblastí protéká a přibírá četné potůčky, které na území pramení.

Toto území bylo vybráno díky pozorovatelným změnám v hospodaření v oblasti, kvůli změnám ve vlastnictví pozemků na území Slavkovského lesa a díky bakalářským a diplomovým pracím, které proběhly na vybraném území. Všechny tyto práce zkoumají krajinu, ve které docházelo v posledním století k rapidním změnám v hospodaření. Předmětem studia těchto prací je šíření lučních druhů na bývalá pole (Jarošíková 2011; Procházka 2009), vliv herbivorů na populační dynamiku čertkusu lučního (Janovský 2010) a faktory ovlivňující fragmentovanou krajinu (Janovský 2008).

4 Navazující práce

Populační biologie je jeden ze způsobů, jak studovat rostliny. Pomocí sběru populačních dat o vývoji rostlin v čase a prostoru a statistických metod zodpovídá otázky jako „Roste populace v čase?“, „Prosperuje populace na území?“, „Jaký je vliv jiného ošetření rostlin a populaci?“, „Jaká je kritická fáze vývoje jedince a jak tato fáze ovlivňuje chování populace?“

Nutným krokem pro sběr dat je vymezení populace a rozřídění jedinců do velikostních kategorií (Herben, Münzbergová 2002).

Pro navazující práci byli jako samostatná populace bráni jedinci izolovaní od ostatních terénní překážkou (vegetace vyšší než 1 m v nepřetržitém pásu mezi populacemi, jaký se tvoří například podél potoků či u cest) nebo vzdáleností kvetoucích jedinců, kdy vzdálenost větší než 200 metrů byla brána jako dostatečná překážka.

Ke sběru dat byly použity populace od sebe oddělené terénními překážkami a samy od sebe vzdálené minimálně 1 km.

K sledování populační dynamiky jedinců je také nutné rozřídít jedince do kategorií, které by měly být při sběru dat početně stejně zastoupeny z důvodu pozdějších analýz (Herben, Münzbergová 2002). Vzhledem k malému zastoupení semenáčků a jejich nejasnému odlišení od vegetativních rostlin byly zvoleny pouze kategorie vegetativních a kvetoucích rostlin.

U vybraných rostlin se získávají demografické údaje jako jsou rozměry největšího listu (možné pro výpočet listové plochy), výška rostliny či počet listů. Tyto údaje se používají jako míra úspěšnosti jedince, od níž se teoreticky dá odvozovat fitness jedince. Samotné měření fitness je velmi obtížné (muselo by se změřit nejen fitness samotného jedince, ale také jeho potomků a potomků jeho potomků atd.) (Herben, Münzbergová 2002).

Při sběru dat byl použit parametr „hustoty květenství“, který by měl korelovat s produkcí semen, a tedy se z něj dá odhadnout produkce semen. Pokud se nemají použít destruktivní metody odběru semen, ale stačí pouze odhad, kolik je rostlina schopna vyprodukovat semen, vybere se snadno měřitelný parametr na rostlině. V případě této práce je to délka květenství a jeho „hustota“. Po volbě tohoto parametru se musí provést kalibrační měření, kdy se porovná počet semen na rostlinách se známými korelovanými parametry. Tím se vyjádří závislost počtu semen na parametru (Herben, Münzbergová 2002).

Jestliže se má porovnat klíčivost, v případě této práce na různém managementu, je možno si položit dvě otázky: „Kolik semen vyklíčilo?“ a „Kolik času na klíčení semena potřebovala?“ U *D. majalis* vyvstává také otázka, jak zaznamenat rozdíl mezi opravdovým vyklíčením a pouhým

přechodem z mykotrofní fáze, kdy semenáček žije a vyvíjí se pod zemí, do automykotrofní fáze života. Sledování klíčivosti většinou probíhá in vitro v laboratoři, orchideje mají však ztížené klíčení mimo místa s mykorrhizickou houbou (Procházka, Velíšek 1983).

V dosavadním sběru dat pomocí trvalých čtverců s označenými všemi jedinci lze konstatovat, zda se na plochách objevují či neobjevují nové rostliny, případně pokud se rostliny probouzejí z dormantního stavu. Toto však nedokáže nahradit klíčící pokus.

V tomto případě je příhodnější sledování přežívání a uchycování semenáčků v terénu pomocí klasických výsevných ploch. V takovém případě je vždy nutné mít kontrolní čtverec. Sběr dat je zaměřen na jedince, analyzuje se však celá populace na základě chování jedinců. Tato data vedou k vytvoření populační projekční matice. Díky populačním maticím můžeme snadno provádět analýzy populací a i jednoduše modelovat vývoj populace. Tento postup zjednodušuje zjištění stability struktury populace, dokáže určit její stabilní stav, rychlost růstu populace, demografické procesy, které jsou důležité pro chování populace, chování populace při změně některého z demografických parametrů. Rovněž dokáže predikovat vývoj populace v delším časovém intervalu. Nereflektuje však změny abiotických faktorů (managementu), nepočítá s přílišnou hustotou populace či imigrací jedinců a předpokládá s neomezený růst (Herben, Münzbergová 2002).

Prvním krokem pro analýzu je rozdělení jedinců do velikostních kategorií. Dle nich se pak utvoří matice $n \times n$, kde n je počet kategorií. V diagonále matice nalezneme pravděpodobnost setrvání i v dalším roce ve stejné velikostní kategorii. Další čísla určují pravděpodobnost přechodu (přeměny) jedince do jiné kategorie. Tato analýza umožní predikci vývoje populace, rychlost změny velikosti, stavu, vitality a velikosti složení populace. Při změně prvků matice se dá analyzovat senzitivita na změny složení populace a identifikovat nejkritičtější fázi životního cyklu rostliny (Herben, Münzbergová 2002).

4.1 Započatá práce

V roce 2007 byly ověřeny lokality z mapovacích karet z roku 1995, dodané Přemkem Tájkem z CHKO Slavkovský les. V nich bylo 30 lokalit druhu *Dactylorhiza majalis*, z toho 8 bylo na území zájmu. Byl potvrzen výskyt na 6 z 8 lokalit, na 2 lokalitách nebyl výskyt druhu potvrzen. Z toho by se dalo usuzovat, že populací prstnatce májového ubývá.

Mapování, které v roce 1995 probíhalo, bylo zaměřeno nejen na *D. majalis*, ale i na jiné vzácné rostliny, jako je například vřesovec plet'ový (*Erica herbacea*), lilie cibulkonosná (*Lilium bulbiferum*), zvonek hadincovitý (*Campanula cervicaria*), oměj šalamounek (*Aconitum plicatum*), hruštička menší (*Pyrola minor*), rožec kuřičkolistý (*Cerastium alsinifolium*) či lilile zlatohlávek (*Lilium martagon*). Toto mapování pokrylo prakticky celé území CHKO i přilehlé přírodní památky, např. Andělskou horu

se xerothermními trávníky (Weiser 2006).

Ze zástupců čeledi *Orchideaceae*, kteří byli mapováni v letech 1995, to jsou kruštík širolistý (*Epipactis helleborine* (syn. *E. latifolia* dle Průša 2005)), kruštík bahenní (*Epipactis palustris*), vemeníček zelený (*Coeloglossum viride*), vemeník dvoulistý (*Platanthera bifolia*), vstavač osmahlý (*Orchis ustulata*), vstavač kukačka (*Orchis morio*), pětiprstka žežulník (*Gymnadenia conopsea*), vemeník zelenavý (*Platanthera chlorantha*) či prstnatec Fuchsův (*Dactylorhiza fuchsii*).

V roce 2008 byl mapován výskyt *D. majalis*. V současné době bylo nalezeno 22 lokalit *D. majalis*, z toho je 16 nových a pouze 6 ověřením výskytu z mapovacích karet. Pro pochopení krajinné dynamiky rostlin je nutností zmapovat maximum možných populací v krajině (Herben a Münzbergová 2002).

V roce 2009 byly ve vybraných populacích vyznačeny čtverce o přibližném počtu 80 jedinců v populaci, v letech 2010-2012 byla měření opakována.

4.1.1 Mapování

Mapování populací je jedním z nutných kroků při práci se vzácnými rostlinami na zájmovém území. Umožní snazší výběr vhodných lokalit pro sběr demografických dat a poskytne povrchní přehled o chování rostliny na různých typech lokalit (Novotná 2008). Mapování probíhalo během květu druhu *Dactylorhiza majalis*. Byly vytyčeny trasy pochodu (viz mapka), v jejichž dohledu byly vyhledávány vlhkomilné rostliny. Na těchto vlhkých místech byl proveden bližší průzkum. Bylo-li hledání úspěšné, byly zaměřeny souřadnice lokality pomocí GPS. Pokud na místě rostlo pouze několik jedinců od sebe vzdálených maximálně metr, či solitérní rostlina, bylo provedeno jedno měření GPS. Když byly rostliny na větší ploše, byli zaměřeni nejzazší kvetoucí jedinci, čímž byla vymezena plocha populace. U populací byla též odhadována jejich velikost podle počtu kvetoucích jedinců. Takovýto údaj je pouze rámcový a tak je s ním také zacházeno. Po sezóně roku 2008 je zmapováno něco mezi 1/3 a 1/4 území. Souřadnice budou převedeny z GPS do programu ArcView jako jedna z mapových vrstev (Crosier, Booth, Dalton, Mitchel, Clark 2004). K tomuto účelu jsou použity Státní mapy odvozené (SMO) v měřítku 1:5 000 získané z Českého úřadu zeměměřičského a katastrálního (Novotná 2008).

4.1.2 Lokality

Během mapování byly na území zájmu vybrány lokality s nejvyšším výskytem druhu *Dactylorhiza majalis*. Byly to dvě sečené louky, dvě pastviny a jedna rašelinná louka s následujícími specifiky:

Vlhká kosená louka leží zhruba 500 m od vesnice Hoštěc a táhne se podél potůčku napájejícího blízký chovný rybník. Prstnatec májový se vyskytuje v počtu zhruba 150 kvetoucích jedinců podél. Tato lokalita je kosena začátkem července. Zda-li tam probíhá i druhá seč nebylo prověřováno.

Vlhká část louky se nachází u železniční trati mezi vesnicemi Mrázov a Ovesné Kladruby a leží blízko vodní nádrže Podhora. Odhadovaný počet kvetoucích jedinců je 300 kusů. Seč je zde předpokládána začátkem července. Při sběru semen na začátku července jsem zaregistrovala poničení rostlin (viz kapitola Problémy).

Vlhká část pastviny leží u vesnice Služetín, v blízkosti se nachází zazemněná napájecí nádrž pro dobytek. Loukou protéká potok ústící v nedalekém rybníku. Odhadovaný počet kvetoucích jedinců je do 50 kusů. Lokalita je pasena kravami, ale také se zde začátkem července provádí seč.

Vlhká část pastviny se rozprostírá u silnice mezi vesnicí Horní Kramolín a obcí Teplá, kde probíhá pastva smíšeného stáda koní a krav. Lokalita se nachází v blízkosti zazemněných nádrží pro napájení dobytka. Odhadovaná velikost populace je 300 kvetoucích kusů. Na pastvině probíhá seč začátkem července. Je pravděpodobné, že v lokalitě bylo v roce 2010 změněno hospodaření na čistou seč bez pastvy dobytka. Ale dle ústního sdělení majitele pastviny část, kde se nachází na pozemku *Dactylorhiza majalis*, nebyla nikdy pro zvířata přitažlivá jako pastva, ale jako místo odpočinku ano.

Nekosená rašelinná louka, která se nachází nedaleko vesnice Horní Kramolín, leží v blízkosti vodní nádrže Podhora v místech, kde se do ní vlévá říčka Teplá. Odhadovaný počet kvetoucích jedinců je 30 kusů. Je možné, že správa CHKO Slavkovský les lokalitu nepravidelně kosí. Management však potvrzen není.

4.1.3 Značení rostlin

V průběhu mapování bylo vybráno pět lokalit. Byly vybrány dle pozorovaného managementu tak, aby obsahovaly dvě kosené louky, dvě pastviny. Plánovala se též dvě neobhospodařovaná místa, ale nebyly nalezené dvě podobné louky s prstnatcem májovým bez managementu, proto proběhlo značení pouze na jedné.

Na každé z těchto lokalit byly náhodně vybrány čtverce o délce strany 1,5 m. Čtverce byly zaměřeny pomocí GPS ve středu každého čtverce. Ve čtverci byly všechny rostliny prstnatce májového označeny plechovým štítkem s číslem. Pokud byly některé rostliny od sebe vzdáleny do 5 cm, byly přiřazeny k jednomu štítku a jejich pozice vzájemně zaznamenána. Počet čtverců se pohyboval od 3 do 4 na lokalitě tak, aby byla v lokalitě sebrána data buď minimálně od 60 rostlin či v případě rašelinné louky a služetínské pastviny byla snaha o zachycení do čtverců maximálního počtu rostlin na lokalitě.

Lokalita byly navštíveny v posledních dvou týdnech měsíce června a na rostlinách byl změřen počet listů, délka a šířka největšího listu. Byla zaznamenána přítomnost či nepřítomnost pigmentu a

poškození listů okusem (od býložravých obratlovců) či ožerem (od hmyzích býložravců). U kvetoucích jedinců pak byla změřena výška lodyhy, délka květenství a hustota květu. Poslední veličina byla definována podle počtu květů na 2 cm květenství. Pokud bylo na 2 cm délky květenství květů méně jak 7, bylo květenství zaznamenáno jako řídké. Počet květů mezi 8 a 15 byl normální a nad 15 květů na 2 cm květenství husté.

Vzhledem k malému počtu semenáčků byly tyto spojeny do jedné kategorie s ostatními vegetativními rostlinami, tudíž jsou pro rostliny pouze tři kategorie – kvetoucí, nekvetoucí a nepřítomná. Absence rostliny může být způsobena buďto jejím zánikem či přechodným dormantním stavem.

Dactylorhiza majalis tvoří vedlejší hlízové odnože, pokud je v raných stádiích květu květ ukousnut či jinak poškozen, například brzkou sečí (Cudlín 2008; Procházka, Velíšek 1984). Z těchto důvodů jsem musela definovat jedince prstnatce májového. Dle popisů (Cudlín 2008; Procházka, Velíšek 1984; Průša 2005) tyto hlízy spolu nekomunikují, proto každá rostlina je posuzována jako jedna rameta, ač mohou být klonem jedné matečné rostliny (Novotná 2008).

V roce 2012 byl založen také výsevový pokus. Na lokalitách, kde probíhá populační měření, byl vybrán transekt o šíři 0,5 m a délce 2 m tak, aby v něm a pokud možno ani v okolí 1 m od něj nebyli jedinci druhu *Dactylorhiza majalis*. V tomto transektu pak byly vytvořeny čtverce o hraně 0,5 m. První čtverec byl ponechán bez vlivu jako kontrolní, do druhého byla vyseta 1 tobolka zralých semen sebraných na lokalitě. Ve třetím čtverci byl odstraněn drn a jinak ponechán bez výsadby semen. Ve čtvrtém čtverci byl odstraněn drn a také byla přidána semena z jedné tobolky.

Počet semenáčků ve čtvercích bude odečten každý rok do uzavření sledování stejně jako opakované měření demografických dat na vytyčených čtvercích na daných lokalitách.

4.1.4 Problémy

Čeď *Orchideaceae* je díky své až několikaleté dormanci (Procházka, Velíšek 1983) pro sledování populační dynamiky obtížnou skupinou rostlin. Špatně se určuje mortalita, nezbytná pro populační přechodové matice (Herben, Münzbergová 2002) kvůli dormanci rostlin pod zemí. Také dlouhá fáze vývoje protokornu ve fotosyntetizující semenáček může zkreslit procenta mortality klíčících protokornů. Proto by mohla být špatně identifikována kritická fáze vývoje rostliny, protože dle Jacquenym a kol. (2009) je největší úmrtnost orchidejí ve fázi klíčícího protokornu. Když se překlene nefotosyntetická fáze, bývá úmrtnost mnohem menší. Dlouhá doba klíčení, 2-3 roky, by také mohla zatížit výsledky výsevového pokusu (Procházka, Velíšek 1983).

Další problémy při sledování *D. majalis* byly mnohem prozaičtější a níže je uvádím.

Pokus o eliminaci problému s měkkou vlhkou hlínou, v níž se neudrží štítek, byl řešen

neobvyklou velikostí štítků, cca 4 cm na cca 15 cm. Ač byly štítky v půdě dobře zakotveny, přesto byly zarůstány či zašlapány hluboko do půdy. Rozměry štítků měly však též svá úskalí. Velikost značení by také mohla mít vliv na vitalitu rostliny, srážet vzdušnou vlhkost a tím ovlivňovat mikroklima v okolí štítku a tudíž rostliny. Jeho zavádění a následné hledání v dalších rocích může poškodit hlízy rostlin.

Komplikací je také poškozování hlíz prstnatce na lokalitách v okolí Ovesných Kladrub (louka ze systému chráněných území NATURA 2000 a sousedící zazačená lokalita „U trati“). Hlízy mohou být rýpány divokými prasaty (J. Ponert a S. Vosolsobě, ústní sdělení). Poškození hlíz mohlo být také způsobeno hlodavci (Cudlín 2008), konkrétně hryzcem polním (Cudlín, ústní sdělení) a vysokou zvěří, která rostliny okusuje (Ponert, ústní sdělení). Nelze vynechat ani působení lidských vandalů.

Dalším problémem je značení malých populací. Na pastvině u Služetína a rašelinné louce u Horního Kramolína byly kvůli sledování přežívání jedinců zvolena ještě doplňkové sledování malých skupin rostlin bez měření velikosti, pouze počet vegetativních a kvetoucích jedinců.

5 Závěr

Výstupem z této práce měla být hlavně rešerše znalostí o vlivech různých faktorů na druh *Dactylorhiza majalis*. Byla identifikována problematická stádia životního cyklu u příbuzných druhů, která mohou být platná i pro prstnatec májový.

Pro obnovování vitality populací je třeba její omlazování novými rostlinami ze semen. Z kapitoly Mykorhiza a Semena vyplývá, že je pravděpodobné, že klíčovým prvkem pro stabilní přežívání prstnatce májového je jeho schopnost vyklíčit a dorůst do dospělce za pomoci houbového mykorhizy. Proto je třeba znát houbová společenstva, která podporují klíčení a život druhu *Dactylorhiza majalis*, jejich reakce na různé disturbance, jako je sečení, s pastvou související větší přítomnost dusíku v půdě, hnojení a zvýšená koncentrace fosforu.

Pro přežívání a prosperitu dospělých jedinců v populaci je pak třeba, aby nebyly zastíněny a konkurence ostatních druhů nebyla příliš silná. Toho se dá cíleně dosáhnout managementem stanovišť. Dle studií (Mayerová a kol. 2010; Kladivová 2010) může být pro snížení vhodnosti společenstev vhodné jak pastva, tak seč. Jaký z těchto dvou způsobů hospodaření na prstnatcových loukách je pro populace této orchideje vhodný, mají ukázat data v diplomové práci.

Vzhledem k ubývajícím lokalitám orchidejí, je třeba pro jejich ochranu poznat populační dynamiku druhu v závislosti na hospodaření a tím moci navrhnout nejvhodnější způsob péče.

6 ABSTRAKT

6.1 ABSTRAKT - ČJ

Bakalářská práce se týká vlivu hospodaření na různé fáze životního cyklu druhu *Dactylorhiza majalis*. První část této práce je rešerší vztaženou na čeled' *Orchideaceae*, znalosti ohledně životních dějů této skupiny rostlin a snaží se je prolnout se znalostmi vlivu hospodaření na rostliny.

V druhé části této práce je pak nastíněna terénní práce, která probíhá na druhu *Dactylorhiza majalis* v CHKO Slavkovský les a snaží se zjistit reakce populací této orchideje na různý typ managementu. Tento výzkum započal v roce 2007 a sběr dat stále pokračuje. Klade si za cíle:

- Zmapovat výskyt druhu *Dactylorhiza majalis* na části území CHKO Slavkovský les
- Zjistit současný management lokalit této rostliny a vitalitu populací v závislosti na hospodaření
- Navrhnout optimální hospodaření na lokalitách druhu *Dactylorhiza majalis*

Tato práce je pouze první částí výzkumu, druhou bude diplomová práce s vyhodnocenými výsledky sběru dat. Tyto výsledky budou použitelné nejen pro území CHKO Slavkovský les, ale měly by mít své uplatnění i v jiných území České republiky a střední Evropy.

6.2 ABSTRAKT - AJ

The thesis concerns the influence of soil management upon various lifecycle phases of the *Dactylorhiza majalis* species. The first part of the thesis is a background research applied to the *Orchideaceae* family and knowledge regarding the life processes of this group of herbage and aims to fuse them with knowledge about the impact of soil management on herbage.

The second part of this thesis sketches out terrain works taking its course in the PLA (Protected Landscape Area) Slavkovsky les on the *Dactylorhiza majalis* and aspires to uncover reactions of this orchid's populations to various types of management. This research started in 2007 and the data gathering still continues. Its targets are:

- To map the appearance of the *Dactylorhiza majalis* in the PLA Slavkovsky les
- To discover the current habitat management of this species and its population's vitality depending on the soil management
- To suggest the optimal soil management regarding the habitats of the *Dactylorhiza majalis* species

This thesis represents only the first part of the research, the second part will be covered in the following diploma thesis including evaluation of the data gathered. These results will be applicable not only to the PLA Slavkovsky les, but also to other parts of the Czech Republic and Middle Europe.

7 SEZNAM LITERATURY

Antunes, P. M., Lehmann, A., Hart, M. M., Baumecker, M., Rillig, M. C., 2012: Long-term effects of soil nutrient deficiency on arbuscular mycorrhizal communities. *Functional Ecology*, 26: 532–540.

Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M., 2008: Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157: 713–721.

Brzosko, E. a Wróblewska, A., 2003: Genetic variation and clonal diversity in island *Cephalanthera rubra* populations from the Biebrza National Park, Poland, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 143: 99-108.

Cameron, D. D., Johnson, I., Leake, J. R., Read, D. J., 2007: Mycorrhizal acquisition of inorganic phosphorus by the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. *Annals of Botany*, 1-4.

Chen L-J, Liu K-W, Xiao X-J, Tsai W-C, Hsiao Y-Y, et al. (2012) The Anther Steps onto the Stigma for Self-Fertilization in a Slipper Orchid. *PLoS ONE* 7(5): e37478. doi:10.1371/journal.pone.0037478

Cudlín, O., 2008: Potravní preference drobných zemních savců a jejich vliv na biodiverzitu rostlinných společenstev mokřých orchidejových luk. Diplomová práce, Zemědělská fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

Diez, J. M., 2007: Hierarchical patterns of symbiotic orchid germination linked to adult proximity and environmental gradient. *Journal of Ecology*, 95: 159-170.

Eriksson, O., Kainulainen, K., 2011: The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13: 73–87.

Hamrick, J. L., Trapnell, D. W., 2011: Using population genetic analyses to understand seed dispersal patterns. *Acta Oecologica*, 37: 641-649.

Herben, T. a Münzbergová, Z., 2002: Zpracování geobotanických dat v příkladech – Část II. Data o populační biologii. Praha.

Holland, A. E., and Detling, J. K., 1990: Plant Response to Herbivory and Belowground Nitrogen Cycling. *Ecology*, 71: 1040-1049.

Internicola, A. I., Juillet, N., Smithson, A., Gogord, L. D. B., 2006: Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. *Oecologia*, 150: 435-441.

Jacquemyn, H., Wiegand, T., Vandepitte, K., Brys, R., Roldán-Ruiz, I., Honnay, O., 2009: Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula*. *Journal of Ecology*, 97, 206–216.

Jacquemyn, H., Brys, R., Vandepitte, K., Honnay, O., Roldán-Ruiz, I., a Wiegand, T., 2007: A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. *New Phytologist*, 176: 448-459.

Janečková, P., Wotavová, K., Schödelbauerová, I., Jersáková J., Kindlmann, P., 2006: Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biological Conservation*, 129: 40-49.

Janovský, Z., 2008: Faktory ovlivňující krajinnou dynamiku rostlin fragmentovaných biotopů. Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Janovský, Z., 2010: Čertkus luční a vliv herbivorů. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Jarošíková, C., 2009: Vlastnosti druhů ovlivňující druhové složení bylinných společenstev na bývalých polích. Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Jarošíková, C., 2011: Vlastnosti rostlin určující druhové složení luk na bývalých polích. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Jersáková, J., Castro, S., Sonk, N., Milchreit, K., Schödelbauerová, I., Tolasch, T., Dotterl, S., 2010: Absence of pollinator-mediated premating barriers in mixed-ploidy populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae). *Evol Ecol*, 24:1199–1218.

Jersáková, J., Johnson, S. D., Kindlmann, P., Pupine, A-C, 2008: Effect of nectar supplementation on male and female components of pollination success in the deceptive orchid *Dactylorhiza sambucina*. *Acta oecologica*, 33: 300–306.

Jersáková, J., Johnson, S. D., Kindlmann, P., 2006: Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Review*, 81: 219-235.

Jersáková, J., Johnson, S. D., 2007: Protandry promotes male pollination success in a moth-pollinated orchid. *Functional Ecology*, 21, 496–504.

Jersáková, J., Kindlmann, P., 2004: Reproductive success and sex variation in nectarless and rewardin orchids. *Int. J. Plant Sci.*, 165(5):779–785.

Jersáková, J., Malinová, T., 2007: Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. *New Phytologist*, 176: 237-241.

Juillet, N., Dunand-Martin, S. a Gigord, L. D. B., 2006: Evidence for inbreeding depression in the food-deceptive colour-dimorphic orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soò. *Plant biology*, 9: 147-151.

Kindlmann, P., Balounová, Z., 1999: Energy partitioning in terrestrial orchids – a model for assessing their performance. *Ecological Modelling*, 199: 167-176.

Kindlmann, P., Balounová, Z., 2001: Irregular flowering patterns in terrestrial orchids: theories vs. empirical data? *Web of Ecology*, 2: 75-82.

Kindlmann, P., Jersáková, J., 2006: Effect of floral display on reproductive success in terrestrial

orchids. *Folia Geobotanica*, 41. 47-60.

Kladivová, A., 2010: Význam regenerace ze semen pro změny druhového složení v důsledku pastvy. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Kolečko, J., 2003: Karlovarský kraj. freytag&berndt, Praha.

Kumpera, J., Viktora, V., 1989: Západočeský kraj A-Z. Západočeské nakladatelství, Plzeň.

Liu, H., Luo, Y., Liu, H., 2010: Studies of Mycorrhizal Fungi of Chinese Orchids and Their Role in Orchid Conservation in China—A Review . *The Botanical Review*, 76:241–262 .

Mathimaran, N., Ruh, R., Jama, B., Verchot, L., Frossard, E., Jansa, J., 2007: Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferralsol . *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 119: 22–32.

Mayerová, H., Čiháková, K., Florová, K., Kladivová, A., Šlechtová, A., Trnková, E., Münzbergová, Z., 2010: Vliv pastvy ovcí a koz na vegetaci suchých trávníků v CHKO Český kras. *Příroda*, Praha, 27: 53–74.

McCormick, M. K., Taylor, D. L., Juhaszova, K., Burnett, R. K. JR, Whigham, D. F., O'Neill, J. P., 2012: Limitations on orchid recruitment: not a simple picture. *Molecular Ecology*, 21: 1511–1523.

McKendrick, S. L., 1996: The effects of shade on seedlings of *Orchis morio* and *Dactylorhiza fuchsii* in chalk and clay soil. *New Phytol*, 134: 343-352.

Milchunas, D. G., Sala, O. E., Lauenroth, W. K., 1987: A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132: 87-106.

Milchunas, D. G., and W. K. Lauenroth, 1993: Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs* 63:327–366.

Novotná, J., 2008: Význam současného a historického managementu pro dynamiku druhu *Dactylorhiza majalis*. Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Olaya-Arenas, P., Meléndez-Ackerman, E. J., Pérez, M. E., Tremblay, R., 2011: Demographic response by a small epiphytic orchid. *American Journal of Botany*, 98(12): 2040–2048.

Procházka, F., Velíšek, V., 1983: Orchideje naší přírody. Academia, Praha.

Procházka, T., 2009: Faktory určující druhovou diverzitu a druhové složení bývalých polí ve Slavkovském lese. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Průša, D., 2005: Orchideje České republiky. Computer Press, Brno.

Sala, O. E., Oesterheld, M., León, R. J. C., Soriano, A., 1986: Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67:27-32.

Schnoor, T. K., 2011: Disturbance effects on plant and mycorrhizal communities in sandy grasslands. Doctoral thesis, Department of Biology, Lund University.

Swarts, N., and Dixon, K., 2009: Terrestrial orchid conservation in the age of extinction . *Annals of Botany*, 104: 543–556.

Swarts, N., Sinclair, E., Francis, A., Dixon, K. W., 2010: Ecological specialization in mycorrhizal symbiosis leads to rarity in an endangered orchid. *Molecular Ecology*, 19: 3226–3242.

Šlechtová, A., 2008: Vliv pastvy na stepní trávníky v CHKO Český kras na modelové lokalitě Pání hora. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova Universita v Praze.

Tamm, C. O., 1972: Survival and flowering of some perennial herbs II. The behaviour of some orchids on permanent plots. *Oikos*, 23: 23-28.

Trapnell, D. W. a Hamrick, J. L., 2006: Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescence*. *American Journal of Botany*, 93: 1010-1018.

Vale, A., Navarro, L., Rojas, D., Álvarez, J. C., 2011: Breeding system and pollination by mimicry of the orchid *Tolumnia guibertiana* in Western Cuba. *Plant Species Biology*, 26: 163–173.

Waterman, R. J., Bidartondo, M. I., 2008: Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 59, No. 5, pp. 1085–1096.

Waterman, R. J., Bidartondo, M. I., Stofberg, J., Combs, J. K., Gebauer, G. Savolainen, V., Barraclough, T. G., Pauw, A., 2011: The Effects of Above- and Belowground Mutualisms on Orchid Speciation and Coexistence. *The American Naturalist*, 177: 54-68.

Weiser, S., 2006: Slavkovský les. Olympia, Praha.

Weston, P. H., Perkins, A. J. a Entwisle, T. J., 2005: More than symbioses: orchid ecology, with examples from the Sydney Region. *Cunninghamia*, 9: 1-15.

Wotavová, K., Balounová, Z., Kindlmann, P., 2004: Factors affecting persistence of terrestrial orchids in wet meadows and implications for their conservation in a changing agricultural landscape. *Biological Conservation* 118: 271-279.

Yagame, T., Orihara, T., Selosse, M-A., Yamato, M., Iwase, K., 2012: Mixotrophy of *Platanthera minor*, an orchid associated with ectomycorrhiza-forming *Ceratobasidiaceae* fungi. *New Phytologist*, 193: 178–187.